This book was produced in EPUB format by the Internet Archive.

The book pages were scanned and converted to EPUB format automatically. This process relies on optical character recognition, and is somewhat susceptible to errors. The book may not offer the correct reading sequence, and there may be weird characters, non-words, and incorrect guesses at structure. Some page numbers and headers or footers may remain from the scanned page. The process which identifies images might have found stray marks on the page which are not actually images from the book. The hidden page numbering which may be available to your ereader corresponds to the numbered pages in the print edition, but is not an exact match; page numbers will increment at the same rate as the corresponding print edition, but we may have started numbering before the print book's visible page numbers. The Internet Archive is working to improve the scanning process and resulting books, but in the meantime, we hope that this book will be useful to you.

The Internet Archive was founded in 1996 to build an Internet library and to promote universal access to all knowledge. The Archive's purposes include offering permanent access for researchers, historians, scholars, people with disabilities, and the general public to historical collections that exist in digital format. The Internet Archive includes texts, audio, moving images, and software as well as archived web pages, and provides specialized services for information access for the blind and other persons with disabilities.

Created with hocr-to-epub (v.1.0.0)

The text on this page is estimated to be only 47.35% accurate

EP ISIO OGIA e É AA a Desenvolvimento Vegetal / Nr “es > 6º Edição a e N 1) e A) ; | Es A, *, 4 | y + q a, | o " N 2 4 O ” n a E Lincoln Taiz * Eduardo Zeiger AN lan Max Mgller e Angus Murphy” 4

Tradução Alexandra Antunes Mastroberti (Capítulo 14) Bióloga. Professora associada e chefe do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Doutora em Ciências pela UFRGS. Armando Molina Divan Junior (Capítulos 3, 4, 5, 6, 12, 17, 22 e Apêndices 1,2 e 3) Biólogo. Pesquisador do Centro de Ecologia do Instituto de Biociências da UFRGS. Doutor em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Viçosa (UFV). Eliane Romanato Santarém (Capítulos 1, 11, 23 e Apêndice 4) Bióloga. Professora adjunta da Faculdade de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS). Doutora em Botânica pela UFRGS. Jorge Ernesto de Araújo Mariath (Capítulo 14) Biólogo. Professor titular do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da UFRGS. Doutor em Ciências Biológicas (Botânica) pela Universidade de São Paulo (USP). Júlio César de Lima (Capítulos 2, 18 e 20) Biólogo. Professor de carreira do Magistério de Canoas PEB II Ciências. Doutor em Genética e Biologia Molecular pela UFRGS. Leandro Vieira Astarita (Capítulo 13) Biólogo. Professor adjunto da Faculdade de Biociências da PUCRS. Doutor em Ciências (Botânica) pela USP. Luís Mauro Gonçalves Rosa (Capítulos 7, 8, 10 e 16) Professor adjunto do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS. Ph.D. em Botânica pela Universidade de Maryland, College Park, EUA. Paulo Luiz de Oliveira (Capítulos 9, 15, 19, 21, 24, Glossário e Índice) Biólogo. Professor titular aposentado do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da UFRGS. Mestre em Botânica pela UFRGS. Doutor em Ciências Agrárias pela Universitat Hohenheim, Stuttgart, República Federal da Alemanha. Rinaldo Pires dos Santos (Capítulos 2 e 20) Biólogo. Professor associado do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da UFRGS. Doutor em Ciências (Botânica) pela UFRGS. F528 Fisiologia e desenvolvimento vegetal [recurso eletrônico] / Lincoln Taiz.... [et al.]; [tradução: Alexandra Antunes Mastroberti ... et al.) ; revisão técnica: Paulo Luiz de Oliveira. — 6. ed. — Porto Alegre : Artmed, 2017. Editado como livro impresso em 2017. ISBN 978-85-8271-367-9 1. Fisiologia vegetal. 2. Botânica. I. Taiz, Lincoln. CDU 581.76 Catalogação na publicação: Poliana Sanchez de Araujo — CRB 10/2094

Lincoln Taiz « Eduardo Zeiger lan Max Mgller « Angus Murphy Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal 6º Edição Revisão técnica desta edição: Paulo Luiz de Oliveira Biólogo. Professor titular aposentado do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Mestre em Botânica pela UFRGS. Doutor em Ciências Agrárias pela Universität Hohenheim, Stuttgart, República Federal da Alemanha. Versão impressa desta obra: 2017 2017

Obra originalmente publicada sob o título Plant physiology and development, 6th Edition ISBN 9781605352558 Copyright 02015 by Sinauer Associates, Inc. All rights reserved. Gerente editorial: Letícia Bispo de Lima Colaboraram nesta edição: Coordenador editorial: Alberto Schwanke Preparação de originais: Luana Peixoto Neumann Leitura final: Sandra Godoy Arte sobre capa original: Kaéle Finalizando Ideias Fotografia da capa: Castilleja miniata cresce nas encostas do Waterton Lakes National Park, Alberta, Canadá. O All Canada Photos/Corbis. Editoração: Clic Editoração Eletrônica Ltda. As ciências biológicas estão em constante evolução. À medida que novas pesquisas e a própria experiência ampliam o nosso conhecimento, novas descobertas são realizadas. Os autores desta obra consultaram as fontes consideradas confiáveis, num esforço para oferecer informações completas e, geralmente, de acordo com os padrões aceitos à época da sua publicação. Reservados todos os direitos de publicação, em língua portuguesa, à ARTMED EDITORA LTDA,, uma empresa do GRUPO A EDUCAÇÃO S.A. Av. Jerônimo de Ornelas, 670 — Santana 90040-340 Porto Alegre RS Fone: (51) 3027-7000 Fax: (51) 3027-7070 Unidade São Paulo Rua Doutor Cesário Mota Jr., 63 — Vila Buarque 01221-020 São Paulo SP Fone: (11) 3221-9033 SAC 0800 703-3444 — www.grupoa.com.br É proibida a duplicação ou reprodução deste volume, no todo ou em parte, sob quaisquer formas ou por quaisquer meios (eletrônico, mecânico, gravação, fotocópia, distribuição na Web e outros), sem permissão expressa da Editora. IMPRESSO NO BRASIL PRINTED IN BRAZIL

Organizadores Lincoln Taiz é professor emérito de Biologia Molecular, Celular e do Desenvolvimento na Universidade da Califórnia, Santa Cruz. Obteve o título de Doutor em Botânica pela Universidade da Califórnia, Berkeley. Na sua linha de pesquisa são enfatizadas a estrutura, a função e a evolução das H'-ATPases vacuolares. Dr. Taiz tem pesquisado também sobre giberelinas, propriedades mecânicas de paredes celulares, transporte de metais, transporte de auxinas e abertura estomática. (Capítulos 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, e 23) lan Max Moller é professor associado do Departamento de Biologia Molecular e Genética na Universidade Aarhus, Dinamarca. Obteve o título de Doutor em Bioquímica Vegetal no Imperial College, Londres, Reino Unido. Trabalhou na Universidade de Lund, Suécia, e recentemente no Laboratório Na| cional de Risg e na Universidade Real de Vek terinária e Agricultura em Copenhagen, Dinamarca. Ao longo de sua carreira, professor Moaller tem investigado a respiração vegetal. Seus interesses atuais abrangem a renovação de espécies reativas de oxigênio e o papel da oxidação proteica nas células vegetais. (Capítulo 12) Autores ERR Allan G. Rasmusson é professor de Fisiologia G. Rasmusson é professor de Fisiologia Vegetal na Universidade de Lund, Suécia. Obteve o título de Doutor em Fisiologia Vegetal na mesma universidade, em 1994, e concluiu seu pós-doutorado na IGF Berlim. Sua linha de pesquisa atual está centrada no controle redox no metabolismo respiratório e nas interações peptídeo-membrana. (Capítulo 12) Ee Andreas Madlung é professor do Departamen- Madlung é professor do Departamento de Biologia da Universidade de Puget Sound. Obteve o título de Doutor em Biologia Molecular e Celular na Universidade Estadual do Oregon, em 2000. Sua pesquisa laboratorial está voltada a questões fundamentais referentes à influência da estrutura genômica sobre a fisiologia e a evolução vegetal, especialmente no que se refere à poliploidia. (Capítulo 2) Eduardo Zeiger é professor emérito de Biologia na Universidade da Califórnia, em Los Angeles. Obteve o título de Doutor em Genética Vegetal na Universidade da Califórnia, Davis. Seu interesse em pesquisa inclui a função estomática, a transdução sensorial das respostas à luz azul e o estudo da aclimatação estomática associada ao aumento da produtividade de culturas vegetais. (Capítulo 10) Angus Murphy é professor e chefe do Departamento de Ciências Vegetais e Arquitetura da Paisagem da Universidade de Maryland.

Obteve o título de Doutor em Biologia na Universidade da Califórnia, Santa Cruz, em 1996. Dr. Murphy estuda transportadores de cassetes de ligação ao ATP, proteínas de transporte de auxinas e o papel do transporte de auxinas no crescimento vegetal programado e plástico. (Capítulos 15, 16, 17, 18, e 19) Arnold J. Bloom é professor do Departamento de Ciências da Universidade da Califórnia, Davis. Obteve o título de Doutor em Ciências Biológicas na Universidade Stanford, em 1979. Sua pesquisa tem como foco as relações planta-nitrogênio, especialmente as diferenças de respostas de plantas ao amônio e ao nitrato como fontes de nitrogênio. Com Emanuel Epstein, é coautor do livro Mineral nutrition of plants e autor do livro Global climate change: convergence of disciplines. (Capítulos 5 e 13) Bob B. Buchanan é professor de Biologia Vegetal e Microbiana na Universidade da Califórnia, Berkeley. Continua trabalhando com regulação ligada à tiorredoxina na fotossíntese, germinação de sementes e processos relacionados. Suas descobertas com cereais são promissoras quanto à aplicabilidade social. (Capítulo 8)

vi Autores Bruce Veit é pesquisador sênior na AgResearch, Palmerston North, Nova Zelândia. Obteve o título de Doutor em Genética na Universidade de Washington, Seattle, em 1986. Realizou pós-doutorado no Centro de Expressão Gênica Vegetal, em Albany, Califórnia. Sua linha de pesquisa atual abrange os mecanismos que influenciam a determinação do destino celular. (Capítulo 17) Christine Beveridge é professora na Faculdade de Ciências Biológicas da Universidade de Queensland. Obteve o título de Doutora em Ciências Vegetais na Universidade da Tasmânia em 1994. Sua pesquisa tem como foco a arquitetura de brotos e o controle hormonal do desenvolvimento, especialmente estrigolactonas, e inclui abordagens genéticas, fisiologia molecular e modelagem vegetal. (Capítulo 19) Daniel J. Cosgrove é professor de Biologia na Universidade Estadual da Pensilvânia, University Park. Obteve o título de Doutor em Ciências Biológicas na Universidade Stanford. Sua linha de pesquisa está centrada no crescimento vegetal, especialmente sobre os mecanismos bioquímicos e moleculares que controlam o crescimento de células e a expansão da parede celular. Seu grupo de pesquisa descobriu as proteínas de afrouxamento da parede celular, denominadas expansinas, e está estudando a estrutura, a função e a evolução desta família de genes. (Capítulo 14) Darren R. Sandquist é professor de Ciências Biológicas na Universidade Estadual da Califórnia, Fullerton. Obteve o título de Doutor na Universidade de Utah. Sua linha de pesquisa está direcionada às respostas ecofisiológicas ao distúrbio, à invasão e a mudanças climáticas em ecossistemas áridos e semiáridos. (Capítulo 9) Eduardo Blumwald é professor de Biologia Celular e apoiado pelo Fundo criado por Will W. Lester no Departamento de Ciências Vegetais da Universidade da Califórnia, Davis. Obteve o título de Doutor em Bioenergia na Universidade Hebraica de Jerusalém em 1984. Sua pesquisa tem como foco a adaptação das plantas ao estresse ambiental e as bases celulares e moleculares da qualidade das frutas. (Capítulo 24) Gabriele B. Monshausen é professora assistente de Biologia na Universidade Estadual da Pensilvânia. Obteve o título de Doutora em Biologia Vegetal na Universidade de Bonn, Alemanha. Sua pesquisa tem como foco os mecanismos de sinalização celular iônica em respostas hormonais vegetais e as respostas vegetais a forças mecânicas. (Capítulo 15) Graham B. Seymour é professor de Biotecnologia Vegetal e chefe da Divisão de

Botânica e Culturas Vegetais na Universidade de Nottingham, Reino Unido. Seus principais interesses de pesquisa são as bases mecanísticas das características de qualidade de frutos e a compreensão do papel do epigenoma na regulação do processo de amadurecimento. (Capítulo 21) Heven Sze é professora da Universidade de Maryland, College Park. Obteve o título de Doutora em Fisiologia Vegetal na Universidade Purdue, e foi bolsista de pós-doutorado na Faculdade de Medicina de Harvard. Sua pesquisa tem como foco o mecanismo e regulação de transporte iônico e como a homeostase de pH e íons estão integrados com crescimento, desenvolvimento e reprodução. (Capítulo 21) James Ehleringer é professor emérito de Biologia na Universidade de Utah, onde atua como Diretor do Global Change and Sustainability Center e da Stable Isotope Ratio Facility for Environmental Research (SIRFER). Sua pesquisa busca o entendimento de processos em ecossistemas terrestres, através de análises com isótopos estáveis, trocas gasosas e interações biosfera-atmosfera, e relações hídricas. (Capítulo 9) Joe H. Sullivan é professor no Departamento de Ciências Vegetais e Arquitetura da Paisagem da Universidade de Maryland. Obteve o título de Doutor em Fisiologia Vegetal na Universidade Clemson em 1985. Seus interesses de pesquisa incluem Ecologia Fisiológica Vegetal em ecossistemas naturais e urbanos, com interesse particular na reposta de plantas à radiação ultravioleta e outros parâmetros da mudança climática global. (Capítulo 16) John Browse é professor do Instituto de Química Biológica da Universidade Estadual de Washington. Obteve o título de Doutor na Universidade de Aukland, Nova Zelândia, em 1977. Sua linha de pesquisa inclui a bioquímica do metabolismo de lipídeos e as respostas das plantas às temperaturas baixas. (Capítulo 12) John Christie é graduado em Bioquímica, obteve o título de Doutor na Universidade de Glasgow, onde atualmente é professor de Fotobiologia. Durante seu pós-doutorado com Winslow Briggs em Stanford, contribuiu para desvendar a identidade molecular das fototropinas de plantas superiores. Estabeleceu seu próprio grupo de pesquisa na Universidade de Glasgow em 2002 e continua investigando as bases moleculares da sinalização e função de receptores vegetais de luz azul e UV. Sua pesquisa também abrange o desenvolvimento de novas tecnologias derivadas da caracterização de fotorreceptores. (Capítulo 16)

Júrgen Engelberth é professor associado de Bioquímica Vegetal na Universidade do Texas, San Antonio. Obteve o título de Doutor em Fisiologia Vegetal na Universidade Ruhr, em Bochum, Alemanha, em 1995. Realizou trabalho de pós-doutorado no Instituto Max Planck de Ecologia Química, em USDA, ARS, CMAVE, em Gainesville, e na Universidade Estadual Penn. Sua pesquisa tem como foco a sinalização envolvida nas interações planta-inseto e planta-planta. (Capítulo 23) Lawrence Griffing é professor associado do Departamento de Biologia da Universidade do Texas A&M. Obteve o título de Doutor em Ciências Biológicas na Universidade Stanford. Sua linha de pesquisa tem como foco a biologia celular vegetal, concentrando-se nas interações entre o retículo endoplasmático e outras membranas e nas dinâmicas das endomembranas através de suas interações com o citoesqueleto. Sua atividade de ensino enfatiza a incorporação da investigação autêntica e das descobertas científicas em cursos de graduação. (Capítulo 1) N. Michele Holbrook é professora do Departamento de Biologia Organísmica e Evolutiva da Universidade Harvard. Obteve o título de Doutora na Universidade Stanford, em 1995. Seu grupo de pesquisa estuda as relações hídricas e o transporte em longa distância através do xilema e do floema. (Capítulos 3 e 4) Philip A. Wigge é pesquisador principal do laboratório Sainsbury, Universidade de Cambridge, Reino Unido. Obteve o título de Doutor em Biologia Celular na Universidade de Cambridge, Reino Unido, em 2001. No laboratório de Detlef Weigel, Instituto Salk, Califórnia, Dr. Wigge estudou como o florígeno controla o desenvolvimento vegetal. Seu grupo de pesquisa estuda a capacidade das plantas de perceber e responder a mudanças climáticas. (Capítulo 20) Ricardo A. Wolosiuk é professor da Universidade de Buenos Aires e pesquisador sênior do Instituto Leloir, Buenos Aires. Obteve o título de Doutor em Química na mesma universidade, em 1974. Sua linha de pesquisa concentra-se na modulação da assimilação fotossintética do CO, e na estrutura e função de proteínas vegetais. (Capítulo 8) Robert E. Blankenship é professor de Biologia e de Química na Universidade de Washington, St. Louis. Obteve o título de Doutor em Química na Universidade da Califórnia, Berkeley, em 1975. Seus interesses profissionais incluem os mecanismos de transferência de energia e elétrons em organismos fotossintetizantes, bem como a origem e a evolução inicial da

fotossíntese. (Capítulo 7) Autores vii Ron Mittler é professor do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade de North Texas. Obteve o título de Doutor em Bioquímica na Rutgers, Universidade Estadual de New Jersey. Sua pesquisa atual tem como foco as respostas vegetais ao estresse abiótico e o metabolismo e sinalização de espécies reativas de oxigênio em células vegetais e cancerígenas. (Capítulo 24) Sally Smith é professora emérita e adjunta no Grupo de Solos da Faculdade de Agricultura, Alimentos e Vinho na Universidade de Adelaide, Austrália. É membro da Academia Australiana de Ciências e coautora de um livro acadêmico fundamental sobre micorrizas. Seus interesses de pesquisa incluem as interações entre fungos micorrízicos arbusculares e plantas, especialmente os papéis da simbiose no crescimento e nutrição de fosfato vegetal. (Capítulo 5) Sarah M. Assmann é professora do Departamento de Biologia da Universidade Estadual da Pensilvânia. Obteve o título de Doutora em Ciências Biológicas na Universidade Stanford. Dra. Assmann estuda como as plantas respondem ao estresse ambiental, com ênfase em regulação do estresse abiótico da estrutura do RNA, sinalização de proteínas G heterométicas e biologia de sistemas das células-guarda. (Capítulo 6) Susan Dunford é professora associada de Ciências Biológicas na Universidade de Cincinnati. Obteve o título de Doutora na Universidade de Dayton, em 1973, especializando-se em Fisiologia Vegetal e Celular. Seu interesse científico inclui os sistemas de transporte de longa distância em plantas, enfatizando a translocação no floema e as relações hídricas. (Capítulo 11) Victor Busov é professor da Universidade Tecnológica de Michigan. Seu trabalho tem como foco a compreensão dos mecanismos moleculares que regulam o crescimento e o desenvolvimento de espécies lenhosas perenes. Tem interesse na forma como esses mecanismos são importantes na adaptação ao ambiente, na evolução de diferentes formas de vida e nas aplicações para o aperfeiçoamento das árvores e biotecnologia. (Capítulo 19) Wendy Peer é professora assistente no Departamento de Tecnologia e Ciências Ambientais e afiliada ao Departamento de Ciências Vegetais e Arquitetura da Paisagem da Universidade de Maryland, College Park. Sua pesquisa tem como foco o estabelecimento de plântulas e a integração de sinais ambientais e de desenvolvimento que levam ao sucesso no estabelecimento de plântulas. (Capítulos 15, 18 e 19)

Revisores Científicos Javier Abadía Aula Dei Experimental Station, Spanish Council for Scientific Research Elizabeth A. Ainsworth USDA Agricultural Research Service Richard Amasino University of Wisconsin Diane Bassham Towa State University Tom Beeckman VIB/Ghent University J. Derek Bewley Emeritus, University of Guelph Winslow Briges Carnegie Institution for Science, Stanford Alice Y. Cheung University of Massachusetts, Amherst Karl-Josef Dietz Bielefeld University Anna Dobritsa The Ohio State University Xinnian Dong Duke University Anna F. Edlund Lafayette College Christian Fankhauser University of Lausanne Ruth Finkelstein University of California, Santa Barbara James J. Giovannoni Cornell University Heiner E. Goldbach University of Bonn Sigal Sivaldi Goldstein The Technion — Israel Institute of Technology Michael Gutensohn Purdue University Philip J. Harris University of Auckland, New Zealand George Haughn University of British Columbia J. S. (Pat) Heslop-Harrison University of Leicester Joseph Kieber The University of North Carolina Kenneth L. Korth University of Arkansas Clark Lagarias University of California, Davis Jane Langdale University of Oxford Andrew R. Leitch Queen Mary University of London Gerhard Leubner-Metzger Royal Holloway, University of London David Macherel University of Angers Massimo Maffei University of Turin Ján A. Miernykj University of Missouri June B. Nasrallah Cornell University Lars (stergaard The John Innes Centre Jarmila Pittermann University of California, Santa Cruz Jerry Roberts University of Nottingham John Roden Southern Oregon University Jocelyn K. C. Rose Cornell University Rowan F. Sage University of Toronto Pill-Soon Song Jeju National University Valerie Sponsel The University of Texas at San Antonio Venkatesan Sundaresan University of California, Davis Dan Szymanski Purdue University Lawrence D. Talbott University of California, Los Angeles Paolo Trost University of Bologna Miltos Tsiantis University of Oxford Robert Turgeon Cornell University David Twell University of Leicester Michael Udvardi The Samuel Roberts Noble Foundation Luis Vidali Worcester Polytechnic Institute Rick Vierstra University of Wisconsin, Madison John M. Ward University of Minnesota John C. Watson Indiana University-Purdue University Indianapolis Dolf Weijers Wageningen University Ramin Yadegari University of Arizona

Prefácio Leitores de edições anteriores deste livro perceberão uma novidade significativa já na capa: o título foi alterado de Fisiologia vegetal para Fisiologia e desenvolvimento vegetal. O novo título reflete uma reorganização importante da Unidade HI (Crescimento e Desenvolvimento). Em vez de capítulos separados sobre estrutura e função de hormônios e fotorreceptores individuais, as interações de fotorreceptores e hormônios são agora descritas no contexto do ciclo de vida vegetal, de semente a semente. Esta mudança de abordagem foi facilitada pela explosão virtual de informações sobre interações de rotas de sinalização e redes gênicas durante os últimos anos. Entre os diversos novos assuntos abordados pela primeira vez nesta 6º edição estão: dormência de sementes, germinação, estabelecimento de plântulas, arquitetura de raízes e partes aéreas, desenvolvimento de gametófito, polinização, desenvolvimento de semente, desenvolvimento de frutos, interações bióticas e senescência vegetal. O resultado é uma apresentação atualizada, abrangente e cuidadosamente ilustrada do desenvolvimento vegetal, que oferecerá aos estudantes uma compreensão da integração de luz, hormônios e outros agentes de sinalização que regulam os diversos estágios do ciclo de vida vegetal. Os capítulos das Unidades I e IH abrangem assuntos tradicionais de fisiologia vegetal, como relações hídricas, nutrição mineral, transporte, fotossíntese e respiração, que também foram amplamente atualizados nesta edição. Esses processos funcionam mais ou menos continuamente ao longo da vida das plantas e, em nossa opinião, tentar posicioná-los arbitrariamente em algum estágio do ciclo de vida não é apenas confuso, mas também interrompe o fluxo da narrativa do desenvolvimento. Assim, por razões pedagógicas, mantivemos a integridade dos capítulos sobre fisiologia no início do livro. Depois de dominar os processos fisiológicos básicos abordados nas Unidades 1 e IL, os estudantes estarão preparados para direcionar sua atenção às rotas de sinalização e redes gênicas que governam as mudanças temporais que ocorrem durante o ciclo de vida vegetal, conforme descrito na Unidade HI Além da mudança de título, outra importante novidade fica aparente a partir da capa: a inclusão de dois novos organizadores: Ilan Max Maller, professor associado do Departamento de Biologia Molecular e Genética na Universidade Aarhus, Dinamarca, e Angus Murphy, professor e chefe do

Departamento de Ciências Vegetais e Arquitetura da Paisagem da Universidade de Maryland, College Park. Max Maller trabalhou como organizador de desenvolvimento no livro como um todo, avaliando cada capítulo quanto ao nível, coerência e pedagogia. Angus Murphy liderou a reorganização da Unidade III e foi autor de diversos capítulos. Os dois novos organizadores foram inestimáveis durante a preparação da 6º edição, e suas presenças garantem que a continuidade será preservada em edições futuras do livro. Além disso, Wendy Peer, professora assistente no Departamento de Tecnologia e Ciências Ambientais da Universidade de Maryland, fez contribuições importantes na reestruturação da Unidade III e também foi autora de diversos capítulos. Os organizadores

Recursos Didáticos Para o professor Professores podem fazer download do material complementar exclusivo (em português). Acesse nosso site, loja.grupoa.com.br, cadastre-se gratuitamente como professor, encontre a página do livro por meio do campo de busca e clique no link Material para o Professor. Para o estudante Em www.plantphys.net*, estão disponíveis materiais complementares gratuitos (em inglês), que auxiliarão no estudo dos temas. Ao final de cada capítulo deste livro, na seção Material da Internet, há uma lista de conteúdos avançados sobre Tópicos de interesse selecionados (web topics) e Ensaios de pesquisa atual (essays). Além disso, estão disponíveis no mesmo endereço um conjunto de questões de estudo (study questions) e referências adicionais (references). Figura 2.23 Melhoramento clássico e domesticação da gramínea selvagem teosinto (à esquerda) levaram à planta cultivada Zea mays (milho; à direita), ao longo de centenas de anos. (Cortesia de John Doebly) *A manutenção e a disponibilização da página www.plantphys.net (em inglês) são de responsabilidade da Sinauer Associates, Inc. Apêndices Quatro apêndices (em português) estão disponíveis online nesta edição. Para acessá-los, entre em loja.grupoa.com.br, encontre a página do livro por meio do campo de busca e clique no link Conteúdo Online. Apêndice 1: Energia e Enzimas Apêndice 2: Análise do Crescimento Vegetal Apêndice 3: Rotas Biossintéticas de Hormônios Apêndice 4: Metabólitos Secundários Produtividade / quântica e — Espectro de absorção e 2 E Produtividade quântica da fotossíntese o 1 1 1 400 500 600 700 Comprimento de onda (nm) Radiação fotossin-—— ———, teticamente ativa Figura 7.12 Efeito de queda no vermelho. A produtividade quântica da fotossintese (curva preta superior) cai drasticamente na luz vermelho-distante com comprimentos de onda superiores a 680 nm, indicando que essa luz sozinha é ineficiente para induzir a fotossíntese. A pequena queda nas proximidades dos 500 nm reflete a eficiência um pouco menor da fotossíntese utilizando a luz absorvida pelos pigmentos acessórios, carotenoides.

Sumário Resumido CAPÍTULO 1 Arquitetura da Célula e do Vegetal 1 CAPÍTULO 2 Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 51 UNIDADE | | Transporte e Translocação de Água e Solutos 81 CAPÍTULO 3 CAPÍTULO 4 CAPÍTULO 5 CAPÍTULO 6 Água e Células Vegetais 83 Balanço Hídrico das Plantas 99 Nutrição Mineral 119 Transporte de Solutos 143 CAPÍTULO 7 CAPÍTULO 8 CAPÍTULO 9 CAPÍTULO 10 CAPÍTULO 11 CAPÍTULO 12 CAPÍTULO 13 Fotossíntese: Reações Luminosas 171 Fotossíntese: Reações de Carboxilação 203 Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas 245 Biologia dos Estômatos 269 Translocação no Floema 285 Respiração e Metabolismo de Lipídeos 317 Assimilação de Nutrientes Inorgânicos 353 UNIDADE III CAPÍTULO 14 CAPÍTULO 15 CAPÍTULO 16 CAPÍTULO 17 CAPÍTULO 18 CAPÍTULO 19 CAPÍTULO 20 CAPÍTULO 21 CAPÍTULO 22 CAPÍTULO 23 CAPÍTULO 24 Crescimento e Desenvolvimento 377 Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão 379 Sinais e Transdução de Sinal 407 Sinais da Luz Solar 447 Embriogênese 477 Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 513 Crescimento Vegetativo e Organogênese 553 O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral 591 Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos 625 Senescência Vegetal e Morte Celular 665 Interações Bióticas 693 UNIDADE II | Bioquímica e Metabolismo 169 Estresse Abiótico 731

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Sumário Detalhado CAPÍTULO 1 Arquitetura da Célula e do Vegetal 1 Processos vitais das plantas: princípios unificadores 2 Classificação e ciclos de vida das plantas 2 Os ciclos de vida da planta alternam-se entre gerações diploides e haploides 3 Visão geral da estrutura vegetal 5 As células vegetais são delimitadas por paredes rígidas 5 Os plasmodesmos permitem o movimento livre de moléculas entre as células 8 As novas células são produzidas por tecidos em divisão denominados meristemas 8 Organelas da célula vegetal 10 As membranas biológicas são bicamadas de fosfolipídeos que contêm proteínas 10 O sistema de endomembranas 13 O núcleo contém a maior parte do material genético 13 A expressão gênica envolve a transcrição e a tradução 17 O retículo endoplasmático é uma rede de endomembranas 17 A secreção de proteínas pelas células inicia no retículo endoplasmático rugoso 19 As glicoproteínas e os polissacarídeos destinados para secreção são processados no complexo de Golgi 20 A membrana plasmática possui regiões especializadas envolvidas na reciclagem de membrana 22 Os vacúolos apresentam diversas funções nas células vegetais 23 Organelas de divisão ou fusão independente derivadas do sistema de endomembranas 23 Os oleossomos são organelas que armazenam lipídeos 23 Os microcorpos exercem papéis metabólicos especializados em folhas e sementes 24 Organelas semiautônomas de divisão independente 25 Pró-plastídios desenvolvem-se em plastídios especializados em diferentes tecidos vegetais 27 A divisão de cloroplastos e mitocôndrias é independente da divisão nuclear 28 O citoesqueleto vegetal 29 O citoesqueleto vegetal é formado por microtúbulos e microfilamentos 29 Actina, tubulina e seus polímeros estão em constante movimento na célula 31 Os microtúbulos corticais movem-se pela célula por meio de esteira rolante 33 Proteínas motoras do citoesqueleto participam da corrente citoplasmática e do movimento dirigido de organelas 33 A regulação do ciclo celular 35 Cada fase do ciclo celular apresenta um conjunto específico de atividades bioquímicas e celulares 35 O ciclo celular é regulado por ciclinas e por quinases dependentes de ciclina 36 Os microtúbulos e o sistema de endomembranas atuam na mitose e na citocinese 37 Tipos de células vegetais 39 Tecidos dérmicos recobrem as superfícies das plantas 39 Tecidos fundamentais formam o corpo dos vegetais 40 Os tecidos vasculares formam redes de transporte entre diferentes partes da planta 44

CAPÍTULO 2 Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 51
Organização do genoma nuclear 51 O genoma nuclear é compactado na cromatina 52 Centrômeros, telômeros e regiões organizadoras do nucléolo contêm sequências repetitivas 52 Transpósons são sequências móveis dentro do genoma 53

xiv | Sumário Detalhado A organização cromossômica não é aleatória no núcleo interfásico 54 A meiose divide o número de cromossomos e permite a recombinação dos alelos 54 Poliploides contêm múltiplas cópias do genoma completo 56 As respostas fenotípicas e fisiológicas à poliploidia são imprevisíveis 58 O papel da poliploidia na evolução ainda não está claro 60 Genomas citoplasmáticos em plantas: mitocôndrias e plastídios 61 A teoria endossimbiótica descreve a origem dos genomas citoplasmáticos 61 Genomas organelares variam no tamanho 61 A genética das organelas não obedece os princípios mendelianos 61 Regulação transcricional da expressão gênica nuclear 62 A RNA-polimerase Il liga-se à região promotora da maioria dos genes codificadores de proteínas 62 Sequências nucleotídicas conservadas sinalizam o término da transcrição e a poliadenilação 64 UNIDADE | Modificações epigenéticas ajudam a determinar a atividade gênica 65 Regulação pós-transcricional da expressão gênica nuclear 67 Todas as moléculas de RNA estão sujeitas ao decaimento 67 RNAs não codificantes regulam a atividade de mRNA por meio das rotas do RNA de interferência (RNAi) 67 A regulação pós-traducional determina o tempo de vida das proteínas 71 Ferramentas para o estudo da função gênica 72 A análise de mutantes pode ajudar a elucidar a função gênica 72 Técnicas moleculares podem medir a atividade dos genes 73 Fusões gênicas podem introduzir genes repórteres 74 Modificação genética de plantas cultivadas 76 Transgenes podem conferir resistência a herbicidas ou a pragas de plantas 77 Organismos geneticamente modificados são controversos 77 Transporte e Translocação de Água e Solutos 81 CAPÍTULO 3 Agua e Células Vegetais 83 A água na vida das plantas 83 A estrutura e as propriedades da água 84 A água é uma molécula polar que forma pontes de hidrogênio 84 A água é um excelente solvente 84 A água tem propriedades térmicas características em relação a seu tamanho 85 As moléculas de água são altamente coesivas 85 A água tem uma grande resistência à tensão 86 Difusão e osmose 87 Difusão é o movimento líquido de moléculas por agitação térmica aleatória 87 A difusão é mais eficaz para curtas distâncias 88 A osmose descreve o movimento líquido da água através de uma barreira seletivamente permeável 88 Potencial hídrico 89 O potencial químico da água representa o status de sua energia livre 89 Três fatores principais contribuem para o potencial

hídrico celular 90 Potenciais hídricos podem ser medidos 90 Potencial hídrico das células vegetais 91 A água entra na célula ao longo de um gradiente de potencial hídrico 91 A água também pode sair da célula em resposta a um gradiente de potencial hídrico 92 O potencial hídrico e seus componentes variam com as condições de crescimento e sua localização dentro da planta 93 Propriedades da parede celular e da membrana plasmática 93 Pequenas mudanças no volume da célula vegetal causam grandes mudanças na pressão deturgor 93 A taxa na qual as células ganham ou perdem água é influenciada pela condutividade hidráulica da membrana celular 94 Aquaporinas facilitam o movimento de água através das membranas plasmáticas 95

O status hídrico da planta 96 Os processos fisiológicos são afetados pelo status hídrico da planta 96 A acumulação de solutos ajuda a manter a pressão de turgor e o volume das células 96 CAPÍTULO 4 Balanço Hídrico das Plantas 99 A água nosolo 99 Uma pressão hidrostática negativa na água do solo diminui seu potencial hídrico 100 A água move-se pelo solo por fluxo de massa 101 Absorção de água pelas raízes 101 A água move-se na raiz pelas rotas apoplástica, simplástica e transmembrana 102 A acumulação de solutos no xilema pode gerar “pressão de raiz” 103 Transporte de água pelo xilema 104 O xilema consiste em dois tipos de células de transporte 104 A água move-se através do xilema por fluxo de massa acionado por pressão 105 O movimento de água através do xilema requer um gradiente de pressão menor que o do movimento através de células vivas 106 Que diferença de pressão é necessária para elevar a água 100 m até o topo de uma árvore? 107 A teoria da coesão-tensão explica o transporte de água no xilema 107 O transporte de água no xilema em árvores enfrenta desafios físicos 108 As plantas minimizam as consequências da cavitação do xilema 110 Movimento da água da folha para a atmosfera 110 As folhas têm uma grande resistência hidráulica 111 A força propulsora da transpiração é a diferença na concentração de vapor de água 111 A perda de água também é regulada por resistências narota 111 O controle estomático liga a transpiração foliar à fotossíntese foliar 112 As paredes celulares das células-guarda têm características especializadas 113 Um aumento na pressão de turgor das células-guarda abre o estômato 115 A razão de transpiração mede a relação entre perda de água e ganho de carbono 116 Visão geral: o continuum solo-planta-atmosfera 116 Sumário Detalhado XV CAPÍTULO 5 Nutrição Mineral 119 Nutrientes essenciais, deficiências e distúrbios vegetais 120 Técnicas especiais são utilizadas em estudos nutricionais 122 Soluções nutritivas podem sustentar rápido crescimento vegetal 122 Deficiências minerais perturbam o metabolismo e o funcionamento vegetal 125 A análise de tecidos vegetais revela deficiências minerais 129 Tratando deficiências nutricionais 129 A produtividade das culturas pode ser melhorada pela adição de fertilizantes 130 Alguns nutrientes minerais podem ser absorvidos pelas folhas 131 Solo, raízes e microrganismos 131 Partículas de solo negativamente carregadas afetam a adsorção dos nutrientes minerais 131 O pH do solo afeta a

disponibilidade de nutrientes, os microrganismos do solo e o crescimento das raízes 133 O excesso de íons minerais no solo limita o crescimento das plantas 133 Algumas plantas desenvolvem sistemas de raízes extensos 133 Os sistemas de raízes diferem na forma, mas se baseiam em estruturas comuns 134 Áreas diferentes da raiz absorvem íons minerais distintos 136 A disponibilidade de nutrientes influencia o crescimento da raiz 137 As simbioses micorrízicas facilitam a absorção de nutrientes pelas raízes 137 Os nutrientes movem-se entre os fungos micorrízicos e as células das raízes 140 CAPÍTULO 6 Transporte de Solutos 143 Transporte passivo e ativo 144 Transporte de íons através de barreiras de membrana 145 Taxas de difusão diferentes para cátions e ânions produzem potenciais de difusão 146 Como o potencial de membrana se relaciona à distribuição de um íon? 146 A equação de Nernst distingue transporte ativo de transporte passivo 147

Xvi | Sumário Detalhado O transporte de prótons é um importante determinante do potencial de membrana 148 Processos de transporte em membranas 149 Os canais aumentam a difusão através das membranas 150 Os carregadores ligam e transportam substâncias específicas 151 O transporte ativo primário requer energia 152 O transporte ativo secundário utiliza energia armazenada 153 Análises cinéticas podem elucidar mecanismos de transporte 154 Proteínas de transporte em membranas 155 Para muitos transportadores, os genes têm sido identificados 157 Existem transportadores para diversos compostos nitrogenados 157 UNIDADE Il Os transportadores de cátions são diversos 158 Transportadores de ânions foram identificados 160 Transportadores de íons metálicos e metaloides transportam micronutrientes essenciais 160 As aquaporinas têm funções diversas 161 As H'-ATPases da membrana plasmática são ATPases do tipo P altamente reguladas 161 A H'-ATPase do tonoplasto aciona a acumulação de solutos nos vacúolos 162 As H'-pirofosfatases também bombeiam prótons no tonoplasto 163 Transporte de íons nas raízes 164 Os solutos movem-se tanto através do apoplasto quanto do simplasto 164 Os íons cruzam o simplasto e o apoplasto 164 As células parenquimáticas do xilema participam de seu carregamento 165 Bioquímica e Metabolismo 169 CAPÍTULO 7 Fotossíntese: Reações Luminosas 171 Fotossíntese nas plantas superiores 171 Conceitos gerais 172 A luz possui características tanto de partícula quanto de onda 172 As moléculas alteram seu estado eletrônico quando absorvem ou emitem luz 173 Os pigmentos fotossintetizantes absorvem a luz que impulsiona a fotossíntese 175 Experimentos-chave para a compreensão da fotossíntese 175 Os espectros de ação relacionam a absorção de luz à atividade fotossintética 176 A fotossíntese ocorre em complexos contendo antenas de captação de luz e centros fotoquímicos de reação 176 A reação química da fotossíntese é impulsionada pela luz 178 A luz impulsiona a redução do NADP” e a formação do ATP 178 Os organismos produtores de oxigênio possuem dois fotossistemas que operam em série 179 Organização do aparelho fotossintético 180 O cloroplasto é o local da fotossíntese 180 Os tilacoides contêm proteínas integrais de membrana 181 Os fotossistemas I e Il estão separados espacialmente na membrana do tilacoide 181 As bactérias anoxigênicas fotossintetizantes possuem um único centro de reação

182 Organização dos sistemas antena de absorção de luz 183 O sistema antena contém clorofila e está associado à membrana 183 A antena canaliza energia para o centro de reação 183 Muitos complexos pigmento-proteicos antena possuem um motivo estrutural comum 183 Mecanismos de transporte de elétrons 185 Elétrons oriundos da clorofila viajam através de carregadores organizados no esquema Z 185 A energia é capturada quando uma clorofila excitada reduz uma molécula aceptora de elétrons 186 As clorofilas dos centros de reação dos dois fotossistemas absorvem em comprimentos de onda diferentes 187 O centro de reação do fotossistema II é um complexo pigmento proteico com múltiplas subunidades 188 A água é oxidada a oxigênio pelo fotossistema II 188 Feofitina e duas quinonas recebem elétrons do fotossistema II 189

O fluxo de elétrons através do complexo citocromo b,f também transporta prótons 191 A plastoquinona e a plastocianina transportam elétrons entre os fotossistemas Ile 1 192 O centro de reação do fotossistema I reduz o NADP*! 172 O fluxo cíclico de elétrons gera ATP mas não NADPH 193 Alguns herbicidas bloqueiam o fluxo fotossintético de elétrons 193 O transporte de prótons e a síntese de ATP no cloroplasto 193 Reparo e regulação da maquinaria fotossintética 195 Os carotenoides servem como agentes fotoprotetores 196 Algumas xantofilas também participam na dissipação da energia 197 O centro de reação do fotossistema II é facilmente danificado 197 O fotossistema I está protegido das espécies ativas de oxigênio 198 O empilhamento dos tilacoides permite a partição de energia entre os fotossistemas 198 Genética, montagem e evolução dos sistemas fotossintéticos 198 Os genes dos cloroplastos exibem padrões de hereditariedade não mendelianos 198 A maioria das proteínas dos cloroplastos é importada do citoplasma 199 A biossíntese e a quebra das clorofilas são rotas complexas 199 Os organismos fotossintetizantes complexos evoluíram a partir de formas mais simples 199 CAPÍTULO 8 Fotossíntese: Reações de Carboxilação 203 O ciclo de Calvin-Benson 204 O ciclo de Calvin-Benson tem três fases: carboxilação, redução e regeneração 204 A fixação do CO, via carboxilação da ribulose-1,5bifosfato e redução do produto 3-fosfoglicerato gera trioses fosfato 206 A regeneração da ribulose-1,5-bifosfato assegura a assimilação contínua do CO, +97 Um período de indução antecede o estado de equilíbrio da assimilação fotossintética do CO, +0g Muitos mecanismos regulam o ciclo de Calvin-Benson 209 Sumário Detalhado xvii A rubisco ativase regula a atividade catalítica da rubisco 209 A luz regula o ciclo de Calvin-Benson via sistema ferredoxina-tiorredoxina 210 Movimentos iônicos dependentes da luz modulam as enzimas do ciclo de Calvin-Benson 211 A luz controla o arranjo das enzimas do cloroplasto em complexos supramoleculares 211 O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono 211 A oxigenação da ribulose-1,5-bifosfato coloca em marcha o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono 213 A fotorrespiração está ligada ao sistema de transporte de elétrons da fotossíntese 217 As enzimas do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono das plantas derivam de diferentes ancestrais 217 As cianobactérias usam uma rota proteobacteriana para trazer os

átomos de carbono do 2-fosfoglicolato de volta ao ciclo de Calvin-Benson 217 O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono interage com muitas rotas metabólicas 218 A produção de biomassa pode ser aumentada por engenharia na fotorrespiração 219 Mecanismos de concentração de carbono inorgânico 220 Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: o ciclo C, do carbono 220 Malato e aspartato são os produtos primários da carboxilação no ciclo C, 5» O ciclo €, assimila CO, por uma ação combinada de dois tipos diferentes de células 222 O ciclo €, utiliza mecanismos diferentes para a descarboxilação dos ácidos de quatro carbonos transportados para as células da bainha do feixe vascular 224 As células da bainha vascular e células do mesofilo apresentam diferenças anatômicas e bioquímicas 224 O ciclo €, também concentra CO, em células individuais 225 A luz regula a atividade de enzimas-chave das C, 455 A assimilação fotossintética de CO, nas plantas €, demanda mais processos de transporte do que as plantas C, 555 Em climas quentes e secos, o ciclo C, reduz a fotorrespiração 228 Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) 228 Diferentes mecanismos regulam a PEPCase C, e a PEPCase CAM 230

xvili Sumário Detalhado O metabolismo ácido das crassuláceas é um mecanismo versátil sensível a estímulos ambientais 230 Acumulação e partição de fotossintatos - amido e sacarose 230 Formação e mobilização do amido do cloroplasto 231 O estroma do cloroplasto acumula amido como grânulos insolúveis durante o dia 233 A degradação do amido à noite requer a fosforilação da amilopectina 236 A exportação de maltose prevalece na decomposição noturna do amido transitório 237 A síntese e a degradação do grânulo de amido são reguladas por múltiplos mecanismos 237 Biossíntese da sacarose e sinalização 238 Trioses fosfato do ciclo de Calvin-Benson constroem o pool citosólico de três importantes hexoses fosfato na luz 238 A frutose-2,6-bifosfato regula o pool de hexose fosfato naluz 239 A sacarose é continuamente sintetizada no citosol 239 CAPÍTULO 9 Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas 245 A fotossíntese é influenciada pelas propriedades foliares 246 A anatomia foliar e a estrutura do dossel maximizam a absorção da luz 247 O ângulo e o movimento da folha podem controlar a absorção da luz 249 As folhas aclimatam-se a ambientes ensolarados e sombrios 249 Efeitos da luz na fotossíntese na folha intacta 250 As curvas de resposta à luz revelam propriedades fotossintéticas 250 As folhas precisam dissipar o excesso de energia luminosa 252 A absorção de luz em demasia pode levar à fotoinibição 254 Efeitos da temperatura na fotossíntese na folha intacta 255 As folhas precisam dissipar grandes quantidades de calor 255 Existe uma temperatura ideal para a fotossíntese 256 A fotossíntese é sensível às temperaturas altas e baixas 256 A eficiência fotossintética é sensível à temperatura 257 Efeitos do dióxido de carbono na fotossíntese na folha intacta 258 A concentração de CO, atmosférico continua subindo 258 A difusão de CO, até o cloroplasto é essencial para a fotossíntese 258 O CO, impõe limitações à fotossíntese 260 Como a fotossíntese e a respiração mudarão no futuro sob condições de aumento de CO;? 262 Propriedades fotossintéticas pelo registro de isótopos estáveis 264 Como são medidos os isótopos estáveis de carbono de plantas? 264 Por que existem variações na razão entre isótopos de carbono em plantas? 265 CAPÍTULO 10 Biologia dos Estômatos 269 Abertura estomática dependente de luz 270 As células-guarda respondem à luz azul 270 A luz azul ativa uma bomba de prótons na membrana plasmática da célula-guarda 271

As respostas à luz azul possuem cinética e períodos de atraso (lag times) característicos 273 A luz azul regula o equilíbrio osmótico das células-guarda 273 A sacarose é um soluto osmoticamente ativo nas células-guarda 275 Mediação da fotorrecepção da luz azul em células-guarda por zeaxantina 276 Reversão por luz verde da abertura estimulada pela luz azul 278 Um complexo carotenoide-proteína detecta a intensidade da luz 280 O poder de resolução da fotofisiologia 280 CAPÍTULO 11 Translocação no Floema 285 Rotas de translocação 286 O açúcar é translocado nos elementos crivados 286 Os elementos crivados maduros são células vivas especializadas para translocação 287 Grandes poros nas paredes celulares caracterizam os elementos crivados 288 Elementos de tubo crivado danificados são vedados 289 As células companheiras dão suporte aos elementos crivados altamente especializados 290

Padrões de translocação: fonte-dreno 291 Materiais translocados no floema 292 A seiva do floema pode ser coletada e analisada 292 Os açúcares são translocados na forma não redutora 293 Outros solutos são translocados no floema 293 Taxa de movimento 295 Modelo de fluxo de pressão: um mecanismo passivo para a translocação no floema 295 Um gradiente de pressão gerado osmoticamente aciona a translocação no modelo de fluxo de pressão 295 Algumas previsões do modelo de fluxo de pressão têm sido confirmadas, enquanto outras necessitam de experimentos adicionais 296 Não há transporte bidirecional em um único elemento crivado, e solutos e água movem-se na mesma velocidade 297 A necessidade de energia para o transporte no floema é pequena em plantas herbáceas 297 Os poros da placa crivada parecem ser canais abertos 298 Os gradientes de pressão nos elementos crivados podem ser moderados; as pressões em plantas herbáceas e árvores parecem ser semelhantes 298 Modelos alternativos para translocação por fluxo de massa foram sugeridos 299 A translocação em gimnospermas envolve um mecanismo diferente? 299 Carregamento do floema 300 O carregamento do floema pode ocorrer via apoplasto ou simplasto 300 Dados abundantes dão suporte à ocorrência do carregamento apoplástico em algumas espécies 301 A absorção de sacarose na rota apoplástica requer energia metabólica 301 Na rota apoplástica, o carregamento dos elementos crivados envolve um transportador de sacarose-H* do tipo simporte 302 O carregamento do floema é simplástico em algumas espécies 302 O modelo de aprisionamento de polímeros explica o carregamento simplástico em plantas com células companheiras do tipo intermediário 303 O carregamento do floema é passivo em diversas espécies arbóreas 304 O tipo de carregamento do floema está correlacionado a muitas características significativas 304 Descarregamento do floema e transição dreno-fonte 305 Sumário Detalhado xix O descarregamento do floema e o transporte de curta distância podem ocorrer via rotas simplástica ou apoplástica 306 O transporte para os tecidos-dreno necessita de energia metabólica 306 Em uma folha, a transição de dreno para fonte é gradual 307 Distribuição dos fotossintatos: alocação e partição 309 A alocação inclui reserva, utilização e transporte 309 Partição dos açúcares de transporte entre vários drenos 309 As folhas-fonte regulam a alocação 310 Os tecidos-dreno competem

pelos fotossintatos translocados disponíveis 310 A intensidade do dreno depende de seu tamanho e atividade 311 A fonte ajusta-se às alterações de longo prazo na razão fonte-dreno 311 Transporte de moléculas sinalizadoras 312 A pressão de turgor e os sinais químicos coordenam as atividades das fontes e dos drenos 312 Proteínas e RNAs atuam como moléculas sinalizadoras no floema para regular o crescimento e o desenvolvimento vegetal 312 Plasmodesmos atuam na sinalização do floema 314 CAPÍTULO 12 Respiração e Metabolismo de Lipídeos 317 Visão geral da respiração vegetal 317 Glicólise 321 A glicólise metaboliza carboidratos de várias fontes 321 A fase de conservação de energia da glicólise extrai energia utilizável 322 As plantas têm reações glicolíticas alternativas 322 Na ausência de oxigênio, a fermentação regenera o NAD” necessário para a glicólise 323 A glicólise vegetal é controlada por seus produtos 324 Rota oxidativa das pentoses fosfato 324 A rota oxidativa das pentoses fosfato produz NADPH e intermediários biossintéticos 326 A rota oxidativa das pentoses fosfato é regulada por reações redox 326 Ciclo do ácido cítrico 326 As mitocôndrias são organelas semiautônomas 327 O piruvato entra na mitocôndria e é oxidado pelo ciclo do ácido cítrico 328

XX Sumário Detalhado O ciclo do ácido cítrico em plantas tem características singulares 329 Transporte de elétrons mitocondrial e a síntese de ATP 329 A cadeia de transporte de elétrons catalisa o fluxo de elétrons do NADH ao O, 450 A cadeia de transporte de elétrons tem ramificações suplementares 332 A síntese de trifosfato de adenosina na mitocôndria está acoplada ao transporte de elétrons 333 Os transportadores trocam substratos e produtos 334 A respiração aeróbica gera cerca de 60 moléculas de trifosfato de adenosina por molécula de sacarose 334 Diversas subunidades dos complexos respiratórios são codificadas pelo genoma mitocondrial 336 As plantas têm diversos mecanismos que reduzem a produção de ATP 336 O controle da respiração mitocondrial em curto prazo ocorre em diferentes níveis 338 A respiração é fortemente acoplada a outras rotas 339 Respiração em plantas e em tecidos intactos 340 As plantas respiram aproximadamente metade da produção fotossintética diária 340 A respiração opera durante a fotossíntese 341 Tecidos e órgãos diferentes respiram com taxas diferentes 341 Os fatores ambientais alteram as taxas respiratórias 342 Metabolismo de lipídeos 343 Gorduras e óleos armazenam grandes quantidades de energia 343 Os triacilgliceróis são armazenados em corpos lipídicos 343 Os glicerolipídeos polares são os principais lipídeos estruturais nas membranas 344 A biossíntese de ácidos graxos consiste em ciclos de adição de dois carbonos 344 Os glicerolipídeos são sintetizados nos plastídios e no retículo endoplasmático 346 A composição lipídica influencia a função da membrana 348 Os lipídeos de membranas são importantes precursores de compostos sinalizadores 348 Os lipídeos de reserva são convertidos em carboidratos em sementes em germinação 348 CAPÍTULO 13 Assimilação de Nutrientes Inorgânicos 353 Nitrogênio no meio ambiente 354 O nitrogênio passa por diferentes formas no ciclo biogeoquímico 354 Amônio ou nitrato não assimilados podem ser perigosos 355 Assimilação do nitrato 356 Muitos fatores regulam a nitrato redutase 356 A nitrito redutase converte o nitrito em amônio 357 Raízes e partes aéreas assimilam nitrato 357 Assimilação do amônio 358 A conversão do amônio em aminoácidos requer duas enzimas 358 O amônio pode ser assimilado por uma rota alternativa 359 As reações de transaminação transferem o nitrogênio 360 A asparagina e a glutamina unem o metabolismo do carbono e do nitrogênio 360

Biossíntese de aminoácidos 360 Fixação biológica do nitrogênio 360 Bactérias fixadoras de nitrogênio de vida livre e simbióticas 361 A fixação do nitrogênio necessita de condições microanaeróbias e anaeróbias 362 A fixação simbiótica do nitrogênio ocorre em estruturas especializadas 363 O estabelecimento da simbiose requer uma troca de sinais 364 Os fatores Nod produzidos por bactérias atuam como sinalizadores para a simbiose 364 A formação do nódulo envolve fitormônios 365 O complexo da enzima nitrogenase fixa o N, a66 Amidas e ureídas são formas de transporte do nitrogênio 367 Assimilação do enxofre 367 O sulfato é a forma do enxofre transportado nos vegetais 368 A assimilação do sulfato requer a redução do sulfato a cisteína 368 A assimilação do sulfato ocorre principalmente nas folhas 369 A metionina é sintetizada a partir da cisteína 369 Assimilação do fosfato 369

Assimilação de cátions 370 Os cátions formam ligações não covalentes com compostos de carbono 370 As raízes modificam a rizosfera para absorver o ferro 371 Sumário Detalhado xXi Cátions de ferro formam complexos com carbono e fosfato 372 Assimilação do oxigênio 372 O balanço energético da assimilação de nutrientes 372 Crescimento e Desenvolvimento 377 CAPÍTULO 14 Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão 379 Visão geral das funções e das estruturas da parede celular vegetal 380 As paredes celulares das plantas variam em estrutura e função 380 Os componentes diferem para as paredes celulares primárias e secundárias 382 As microfibrilas de celulose têm uma estrutura organizada e são sintetizadas na membrana plasmática 384 Os polímeros da matriz são sintetizados no complexo de Golgi e secretados via vesículas 387 As pectinas são componentes formadores de gel hidrofílico na parede celular primária 388 As hemiceluloses são polissacarídeos de matriz que se ligam à celulose 390 Estrutura e função da parede celular primária 392 A parede celular primária é composta de microfibrilas de celulose incluídas em uma matriz de pectinas e hemiceluloses 392 As novas paredes celulares primárias são construídas durante a citocinese e continuam sendo construídas durante o crescimento 392 Mecanismos de expansão celular 393 A orientação das microfibrilas influencia a direção de células com crescimento difuso 394 Os microtúbulos corticais influenciam a orientação de microfibrilas recém-depositadas 395 A extensão e a taxa do crescimento celular 396 O relaxamento do estresse da parede celular dirige a captação de água e a expansão da célula 397 O crescimento induzido por acidez e o relaxamento do estresse da parede são mediados por expansinas 397 Os modelos da parede celular são hipóteses sobre como os componentes moleculares se encaixam para formar uma parede funcional 399 Muitas mudanças estruturais acompanham o cessar da expansão da parede 400 Estrutura e função da parede celular secundária 400 As paredes celulares secundárias são ricas em celulose e hemicelulose e muitas vezes têm uma organização hierárquica 400 A lignificação transforma a parede celular secundária em uma estrutura hidrofóbica, resistente à desconstrução 402 CAPÍTULO 15 Sinais e Transdução de Sinal 407 Aspectos temporais e espaciais da sinalização 408 Percepção e amplificação de sinais 409 Os receptores localizam-se na célula e

são conservados nos reinos 409 Os sinais devem ser amplificados intracelularmente para regular suas moléculas-alvo 411 A cascata de amplificação de sinal MAP-quinase está presente em todos os eucariotos 411 Ca?* é o mensageiro secundário mais ubíquo em plantas e em outros eucariotos 411 As mudanças no pH citosólico ou no pH da parede celular podem servir com mensageiros secundários para respostas hormonais e a estresses 412 Espécies reativas de oxigênio atuam como mensageiros secundários, mediando sinais ambientais e de desenvolvimento 413 As moléculas de sinalização de lipídeos atuam como mensageiros secundários que regulam diversos processos celulares 414 Hormônios e desenvolvimento vegetal 414 A auxina foi descoberta em estudos iniciais da curvatura do coleóptilo durante o fototropismo 417 As giberelinas promovem o crescimento do caule e foram descobertas em relação à “doença da planta boba” do arroz 417

xx(ii Sumário Detalhado As citocininas foram descobertas como fatores promotores da divisão celular em experimentos de cultura de tecidos 418 O etileno é um hormônio gasoso que promove o amadurecimento do fruto e outros processos do desenvolvimento 418 O ácido abscísico regula a maturação da semente e o fechamento estomático em resposta ao estresse hídrico 419 Os brassinosteroides regulam a fotomorfogênese, a germinação e outros processos do desenvolvimento 419 As estrigolactonas reprimem a ramificação e promovem interações na rizosfera 421 Metabolismo dos fitormônios e homeostase 421 O indol-3-piruvato é o intermediário principal na biossíntese da auxina 421 As giberelinas são sintetizadas pela oxidação do diterpeno ent-caureno 422 As citocininas são derivadas da adenina com cadeias laterais de isopreno 423 O etileno é sintetizado da metionina via ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico intermediário 426 O ácido abscísico é sintetizado de um carotenoide intermediário 426 Os brassinosteroides são derivados do esterol campesterol 428 As estrigolactonas são sintetizadas a partir do B-caroteno 429 Transmissão de sinal e comunicação célula a célula 429 Rotas de sinalização hormonal 431 As rotas de transdução de sinal de etileno e de citocinina são derivadas dos sistemas reguladores bacterianos de dois componentes 431 Os receptores do tipo quinase medeiam as rotas de sinalização de certas auxinas e de brassinosteroides 434 Os componentes da sinalização central do ácido abscísico incluem fosfatases e quinases 436 As rotas de sinalização dos hormônios vegetais geralmente empregam regulação negativa 436 Vários receptores de hormônios vegetais codificam componentes da maquinaria de ubiquitinação e medeiam a sinalização via degradação de proteínas 437 As plantas desenvolveram mecanismos para desligamento ou atenuação de respostas de sinalização 439 A saída (output) da resposta celular a um sinal frequentemente é específica do tecido 441 A regulação cruzada permite a integração das rotas de transdução de sinal 441 CAPÍTULO 16 Sinais da Luz Solar 447 Fotorreceptores vegetais 448 As fotorrespostas são acionadas pela qualidade da luz ou das propriedades espectrais da energia absorvida 449 As respostas das plantas à luz podem ser distinguidas pela quantidade de luz requerida 450 Fitocromos 452 O fitocromo é o fotorreceptor primário para as luzes vermelha e vermelho-distante 452 O fitocromo pode se interconverter entre as

formas Pr ePfr 452 O Pfr é a forma fisiologicamente ativa do fitocromo 453 Tanto o cromóforo como a proteína do fitocromo sofrem alterações conformacionais em resposta à luz vermelha 453 O Pfr está particionado entre o citosole o núcleo 454 Respostas do fitocromo 457 As respostas do fitocromo variam em período de atraso (lag time) e tempo de escape 457 As respostas do fitocromo são classificadas em três categorias principais com base na quantidade de luz requerida 457 O fitocromo A medeia respostas à luz vermelho-distante contínua 459 O fitocromo B medeia as respostas às luzes vermelha ou branca contínua 459 Os papéis dos fitocromos €, De E estão emergindo 459 Rotas de sinalização do fitocromo 459 O fitocromo regula os potenciais de membrana e os fluxos de íons 460 O fitocromo regula a expressão gênica 460 Os fatores de interação do fitocromo (PIFs) atuam cedo na sinalização 460 A sinalização pelo fitocromo envolve a fosforilação e a desfosforilação de proteínas 461 A fotomorfogênese induzida pelo fitocromo envolve degradação de proteínas 461 Respostas à luz azul e fotorreceptores 462 As respostas à luz azul possuem cinética e períodos de atraso (lag times) característicos 462 Criptocromos 463 O cromóforo FAD ativado do criptocromo causa uma mudança conformacional na proteína 463 cryl e cry2 têm efeitos diferentes sobre o desenvolvimento 465 Criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida pelo COP1 465

O criptocromo também pode se ligar diretamente aos reguladores de transcrição 465 A ação conjunta do criptocromo, do fitocromo e das fototropinas 466 O alongamento do caule é inibido por fotorreceptores vermelho e azul 466 O fitocromo interage com o criptocromo para regular o florescimento 467 O relógio circadiano é regulado por múltiplos aspectos da luz 467 Fototropinas 467 A luz azul induz mudanças nos máximos de absorção do FMN associadas a mudanças de conformação 468 O domínio LOV2 é principalmente responsável pela ativação da quinase em resposta à luz azul 469 A luz azul induz uma mudança conformacional que “liberta” o domínio de quinase da fototropina e leva à autofosforilação 469 O fototropismo requer alterações na mobilização das auxinas 469 As fototropinas regulam os movimentos dos cloroplastos via montagem de filamentos de actina F. 469 A abertura estomática é regulada pela luz azul, que ativa a H'-ATPase da membrana plasmática 471 Os principais eventos da transdução de sinal da abertura estomática mediada pela fototropina foram identificados 472 Respostas à radiação ultravioleta 473 CAPÍTULO 17 Embriogênese 477 Visão geral do crescimento e do desenvolvimento vegetal 478 O desenvolvimento esporofítico pode ser dividido em três estágios principais 479 Embriogênese: as origens da polaridade 480 A embriogênese difere entre eudicotiledôneas e monocotiledôneas, mas também tem processos fundamentais comuns 480 A polaridade apical-basal é estabelecida na embriogênese 482 Mecanismos dependentes da posição guiam a embriogênese 483 Processos de sinalização intercelular desempenham papéis-chave no direcionamento do desenvolvimento dependente da posição 484 O desenvolvimento embrionário apresenta comunicação regulada entre células 484 Sumário Detalhado xxiii A análise de mutantes identifica genes para os processos de sinalização que são essenciais para a organização do embrião 485 A auxina funciona como sinal químico móvel durante a embriogênese 487 A polaridade da planta é mantida por correntes polares de auxina 487 O transporte de auxina é regulado por múltiplos mecanismos 489 A proteína GNOM estabelece uma distribuição polar de proteínas de efluxo de auxina PIN 491 MONOPTEROS codifica um fator de transcrição que é ativado por auxina 492 A padronização radial guia a formação de camadas de tecidos 492 A origem da epiderme: um limite e interface na borda

do eixo radial 493 Precursores procambiais para o estelo encontram-se no centro do eixo radial 493 A diferenciação de células corticais e endodérmicas envolve o movimento intracelular de um fator de transcrição 494 Tecidos meristemáticos: bases para o crescimento indeterminado 495 Os meristemas apicais de raiz e de caule utilizam estratégias similares para possibilitar o crescimento indeterminado 495 O meristema apical da raiz 496 A extremidade da raiz possui quatro zonas de desenvolvimento 497 A origem dos diferentes tecidos da raiz pode ser rastreada a partir de células iniciais específicas 497 Experimentos de remoção de células implicam em processos de sinalização direcional na determinação da identidade celular 499 A auxina contribui para a formação e a manutenção do MAR 499 As respostas à auxina são mediadas por várias famílias distintas de fatores de transcrição 499 Citocinina é exigida para o desenvolvimento normal da raiz 500 O meristema apical do caule 500 O meristema apical do caule tem zonas e camadas distintas 502 Os tecidos do caule são derivados de vários conjuntos discretos de iniciais apicais 502 Fatores envolvidos no movimento e nas respostas de auxina influenciam a formação do MAC 503 A formação embrionária do MAC requer a expressão coordenada de fatores de transcrição 503

xxiv Sumário Detalhado Uma combinação de interações positivas e negativas determina o tamanho do meristema apical 505 A classe de genes homeodomínio KNOX ajuda a manter a capacidade proliferativa do MAC pela regulação dos níveis de citocininae GA 506 Zonas localizadas de acumulação de auxina promovem a iniciação foliar 507 O câmbio vascular 508 A manutenção de iniciais indeterminadas em vários tipos de meristemas depende de mecanismos similares 508 CAPÍTULO 18 Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 513 Estrutura da semente 514 A anatomia da semente varia amplamente entre diferentes grupos de plantas 514 Dormência da semente 515 A dormência pode ser imposta ao embrião pelos tecidos circundantes 516 A dormência do embrião pode ser causada por fatores fisiológicos ou morfológicos 516 Sementes não dormentes podem exibir viviparidade e germinação precoce 516 A razão ABA:GA é o primeiro determinante da dormência da semente 517 Liberação da dormência 519 A luz é um sinal importante que quebra a dormência nas sementes pequenas 519 Algumas sementes requerem ou resfriamento ou pósmaturação para quebrar a dormência 519 A dormência da semente pode ser quebrada por vários compostos químicos 520 Germinação da semente 520 A germinação pode ser dividida em três fases correspondentes às fases de absorção da água 520 Mobilização das reservas armazenadas 522 A camada de aleurona dos cereais é um tecido digestivo especializado circundando o endosperma amiláceo 522 A GA aumenta a transcrição do mRNA da a-amilase 523 O receptor de GA, GID1, promove a degradação de reguladores negativos da resposta à giberelina 523 GA-MYB é um regulador positivo da transcrição da a-amilase 524 Proteínas repressoras DELLA são rapidamente degradadas 524 ABA inibe a produção de enzima induzida porGA 524 Crescimento e estabelecimento da plântula 526 À auxina promove o crescimento nos caules e coleóptilos, enquanto inibe o crescimento nas raízes 526 Os tecidos externos dos caules das eudicotiledôneas são os alvos da ação das auxinas 526 O período de atraso mínimo para o alongamento induzido por auxina é de 10 minutos 527 A extrusão de prótons induzida por auxina induz o deslizamento da parede celular e o alongamento celular 528 Tropismos: crescimento em resposta a uma quantidade de maiores estímulos direcionais 528 O gravitropismo envolve a redistribuição

lateral de auxina 528 O transporte polar de auxina necessita de energia e não depende da gravidade 529 De acordo com a hipótese do amido-estatólito, amiloplastos especializados servem como sensores da gravidade nas coifas (raízes) 530 Os movimentos da auxina na raiz são regulados por transportadores específicos 532 O estímulo gravitrópico perturba o movimento simétrico da auxina a partir do ápice da raiz 533 A percepção gravitrópica nos caules de eudicotiledôneas e em órgãos similares ao caule ocorre na bainha amilífera 533 A percepção da gravidade pode envolver o pH e os íons cálcio (Ca?) como mensageiros secundários 533 Fototropismo 535 O fototropismo é mediado pela redistribuição lateral de auxina 535 O fototropismo ocorre em uma série de eventos póstraducionais 536 Fotomorfogênese 537 Giberelinas e brassinosteroides suprimem a fotomorfogênese no escuro 538 A abertura do gancho é regulada por fitocromo e auxina 539 O etileno induz a expansão celular lateral 539 Evitação da sombra 540 O fitocromo permite que as plantas se adaptem às mudanças na qualidade da luz 540 A diminuição da razão R:FR causa o alongamento das plantas de sol 540 A redução das respostas de evitação da sombra pode melhorar a produtividade das culturas 542

Diferenciação do sistema vascular 542 Auxina e citocinina são necessárias para o desenvolvimento vascular normal 543 As culturas celulares de Z. elegans em suspensão podem ser induzidas a realizar xilogênese 544 A xilogênese envolve uma sinalização química entre as células vizinhas 544 Crescimento e diferenciação da raiz 545 O desenvolvimento da epiderme da raiz segue três padrões básicos 545 A auxina e outros hormônios regulam o desenvolvimento do pelo da raiz 546 A formação e a emergência da raiz lateral dependem de sinais endógenos e exógenos 547 Regiões de emergência da raiz lateral correspondem a regiões de atividade máxima da auxina 548 As raízes laterais e as partes aéreas têm um ângulo no ponto de inserção gravitrópico 549 CAPÍTULO 19 Crescimento Vegetativo e Organogênese 553 Desenvolvimento da folha 553 Estabelecimento da polaridade foliar 554 Os sinais hormonais exercem papéis fundamentais na regulação da emergência dos primórdios foliares 555 Um sinal do meristema apical do caule inicia a polaridade adaxial-abaxial 555 Genes ARP promovem a identidade adaxial e reprimem o gene KNOX1 556 O desenvolvimento foliar adaxial requer os fatores de transcrição HD-ZIP IN 556 A expressão dos genes HD-ZIP II é antagonizada por miR166 nas regiões abaxiais da folha 558 O antagonismo entre KANADI e HD-ZIP III é um determinante-chave da polaridade foliar adaxial-abaxial 558 As interações entre tecidos adaxiais e abaxiais são requeridas para o crescimento da lâmina 558 O crescimento da lâmina é dependente da auxina e regulado pelos genes YABBY e WOX 558 A polaridade proximal-distal da folha também depende de expressão gênica específica 559 Nas folhas compostas, a desrepressão do gene KNOX1 promove a formação dos folíolos 560 Diferenciação de tipos celulares epidérmicos 561 O destino das células-guarda é fundamentalmente determinado por uma linhagem epidérmica especializada 562 Sumário Detalhado XXV Dois grupos de fatores de transcrição DHLH governam as transições do destino celular estomático 563 Os peptídeos sinais regulam a padronização estomática mediante interação com receptores de superfície celular 563 As triagens (screens) genéticas levaram à identificação de reguladores positivos e negativos da iniciação dos tricomas 563 GLABRA2 atua a jusante do complexo GL1-GL3-TTG1 para promover a formação dos tricomas 565 O ácido jasmônico regula o desenvolvimento de tricomas foliares em Arabidopsis 565 Padrões

de venação nas folhas 565 A nervura foliar primária é iniciada descontinuamente a partir do sistema vascular preexistente 566 A canalização da auxina inicia o desenvolvimento do traço foliar 566 O transporte basípeto de auxina a partir da camada L1 do primórdio foliar inicia o desenvolvimento do procâmbio do traço foliar 568 A estrutura vascular existente orienta o crescimento do traço foliar 568 As nervuras foliares hierarquicamente superiores diferenciam-se em uma ordem previsível 569 A canalização da auxina regula a formação das nervuras de ordens superiores 570 A biossíntese localizada da auxina é fundamental para os padrões de venação de ordens superiores 571 Ramificação e arquitetura da parte aérea 572 A iniciação dos meristemas axilares envolve muitos dos mesmos genes da iniciação foliar e da emergência da lâmina 573 Auxina, citocininas e estrigolactonas regulam a emergência das gemas axilares 573 A auxina da extremidade do caule mantém a dominância apical 574 As estrigolactonas atuam localmente para reprimir o crescimento das gemas axilares 574 As citocininas antagonizam os efeitos das estrigolactonas 576 O sinal inicial para o crescimento das gemas axilares pode ser um aumento na disponibilidade de sacarose paraa gema 577 A integração de sinais ambientais e hormonais de ramificação é necessária para a eficácia biológica (fitness) das plantas 577 A dormência das gemas axilares em plantas lenhosas é afetada pela estação do ano, pela posição e pela idade 578

xxvi Sumário Detalhado Arquitetura do sistema de raízes 579 As plantas podem modificar a arquitetura de seus sistemas de raízes para otimizar a absorção de água e nutrientes 579 As monocotiledôneas e as eudicotiledôneas diferem na arquitetura de seus sistemas de raízes 580 A arquitetura do sistema de raízes muda em resposta às deficiências de fósforo 580 As respostas da arquitetura do sistema de raízes à deficiência de fósforo envolvem redes reguladoras localizadas e sistêmicas 582 As redes micorrízicas ampliam a arquitetura do sistema de raízes em todos os principais ecossistemas terrestres 583 Crescimento secundário 583 O câmbio vascular e o felogênio são os meristemas secundários onde se origina o crescimento secundário 584 O crescimento secundário desenvolveu-se cedo na evolução das plantas terrestres 585 O crescimento secundário a partir do câmbio vascular origina xilema e floema secundários 585 Os fitormônios têm papéis importantes na regulação da atividade do câmbio vascular e na diferenciação do xilema e do floema secundários 585 Os genes envolvidos na manutenção, na proliferação e na diferenciação de células-tronco regulam o crescimento secundário 586 Os fatores ambientais influenciam a atividade do câmbio vascular e as propriedades do lenho 587 CAPÍTULO 20 O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral 591 Evocação floral: integração de estímulos ambientais 592 O ápice caulinar e as mudanças de fase 592 O desenvolvimento vegetal possui três fases 592 Os tecidos juvenis são produzidos primeiro e estão localizados na base do caule 592 As mudanças de fases podem ser influenciadas por nutrientes, giberelinas e outros sinais 593 Ritmos circadianos: o relógio interno 594 Os ritmos circadianos exibem características marcantes 595 A mudança de fase ajusta os ritmos circadianos aos diferentes ciclos dia-noite 596 Fitocromos e criptocromos sincronizam orelógio 596 Fotoperiodismo: monitoração do comprimento do dia 597 As plantas podem ser classificadas por suas respostas fotoperiódicas 597 A folha é o sítio de percepção do sinal fotoperiódico 599 As plantas monitoram o comprimento do dia pela medição do comprimento da noite 599 Quebras da noite podem cancelar o efeito do período deescuro 599 A cronometragem fotoperiódica durante a noite depende do relógio circadiano 599 O modelo de coincidência baseia-se em fases oscilantes de sensibilidade à luz 600 A coincidência da expressão de CONSTANS

e luz promove o florescimento em LDPs 601 SDPs usam um mecanismo de coincidência para inibir o florescimento em dias longos 603 O fitocromo é o fotorreceptor primário no fotoperiodismo 603 Um fotorreceptor de luz azul regula o florescimento em algumas plantas de dias longos 604 Vernalização: promoção do florescimento comofrio 605 A vernalização resulta em competência para o florescimento no meristema apical do caule 605 A vernalização pode envolver mudanças epigenéticas na expressão gênica 606 Uma faixa de rotas de vernalização pode ter evoluído 607 Sinalização de longa distância envolvida no florescimento 608 Os estudos de enxertia geraram a primeira evidência de um estímulo floral transmissível 608 O florígeno é translocado no floema 609 A identificação do florígeno 610 A proteína de Arabidopsis FLOWERING LOCUS T (FT) é um florígeno 610 Giberelinas e etileno podem induzir o florescimento 610 A transição para o florescimento envolve múltiplos fatorese rotas 612 Meristemas florais e desenvolvimento de órgãos florais 612 Em Arabidopsis, o meristema apical do caule muda com o desenvolvimento 613 Os quatro tipos diferentes de órgãos florais são iniciados como verticilos separados 613 Duas categorias principais de genes regulam o desenvolvimento floral 614

Genes de identidade de meristemas florais regulam a função do meristema 614 As mutações homeóticas levaram à identificação dos genes de identidade de órgãos florais 616 O modelo ABC explica parcialmente a determinação da identidade do órgão floral 617 Os genes da Classe E de Arabidopsis são necessários para as atividades dos genes A, Be C 618 De acordo com o Modelo Quaternário, a identidade do órgão floral é regulada por complexos tetraméricos das proteínas ABCE 618 Os genes da Classe D são necessários para a formação do óvulo 619 A assimetria floral nas flores é regulada pela expressão gênica 620 CAPÍTULO 21 Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos 625 Desenvolvimento das gerações gametofíticas masculina e feminina 625 Formação de gametófitos masculinos no estame 626 A formação do grão de pólen ocorre em dois estágios sucessivos 627 A parede celular multiestratificada do pólen é surpreendentemente complexa 628 Desenvolvimento do gametófito feminino no rudimento seminal 630 O gineceu de Arabidopsis é um sistema-modelo importante para o estudo do desenvolvimento do rudimento seminal 630 A maioria das angiospermas exibe desenvolvimento do saco embrionário do tipo Polygonum 630 Megásporos funcionais sofrem uma série de divisões mitóticas nucleares livres seguidas por celularização 631 O desenvolvimento do saco embrionário envolve sinalização hormonal entre as gerações esporofítica e gametofítica 632 Polinização e fecundação em plantas floríferas 632 A passagem das células espermáticas para o gametófito feminino pelo tubo polínico ocorre em seis fases 633 A aderência e a hidratação de um grão de pólen sobre uma flor compatível dependem do reconhecimento entre as superfícies do pólen e do estigma 634 A polarização do grão de pólen desencadeada pelo Ca?* precede a formação do tubo 635 Sumário Detalhado xxvii Os tubos polínicos crescem por crescimento apical 635 Receptores do tipo quinase regulam a troca da ROP1 GTPase, um regulador fundamental do crescimento apical 635 O crescimento apical do tubo polínico no pistilo é orientado por estímulos físicos e químicos 637 O tecido do estilete condiciona o tubo polínico a responder a substâncias atraentes produzidas pelas sinérgides do saco embrionário 637 A fecundação dupla ocorre em três estágios distintos 638 Autopolinização versus polinização cruzada 639 Espécies bissexuais e monoicas desenvolveram características florais para assegurar a polinização cruzada 639

Esterilidade masculina citoplasmática ocorre na natureza e é de grande utilidade na agricultura 640 A autoincompatibilidade é o mecanismo básico que impõe a polinização cruzada em angiospermas 640 O sistema de autoincompatibilidade esporofítica em Brassicaceae requer dois genes no locus S 641 A autoincompatibilidade gametofítica é mediada por proteínas citotóxicas S-RNase e F-box 642 Apomixia: reprodução assexuada por semente 642 A apomixia não é um “beco sem saída” evolutivo 643 Desenvolvimento do endosperma 643 A celularização do endosperma cenocítico em Arabidopsis avança da região micropilar paraacalazal 645 A celularização do endosperma cenocítico de cereais avança centripetamente 646 O desenvolvimento do endosperma e a embriogênese podem ocorrer autonomamente 646 Muitos dos genes que controlam o desenvolvimento do endosperma são expressos maternalmente 647 As proteínas FIS são membros de um complexo repressivo Polycomb (PRC2) que reprime o desenvolvimento do endosperma 647 As células do endosperma amiláceo e da camada de aleurona seguem rotas de desenvolvimento divergentes 649 Dois genes, DEK1 e CR4, têm sido envolvidos na diferenciação da camada de aleurona 649 Desenvolvimento da casca da semente 650 O desenvolvimento da casca da semente parece ser regulado pelo endosperma 650 Maturação da semente e tolerância à dessecação 652 As fases de enchimento e tolerância à dessecação da semente sobrepõem-se em muitas espécies 652

xxviii Sumário Detalhado A conquista da tolerância à dessecação envolve muitas rotas metabólicas 653 Durante a conquista de tolerância à dessecação, as células do embrião adquirem um estado vítreo 653 Proteínas abundantes na embriogênese tardia e açúcares não redutores têm sido implicados na tolerância à dessecação das sementes 653 Proteínas abundantes na embriogênese tardia específicas têm sido envolvidas na tolerância à dessecação em Medicago truncatula 653 O ácido abscísico exerce um papel-chave na maturação da semente 654 A dormência imposta pela casca está correlacionada com a viabilidade a longo prazo da semente 654 Desenvolvimento e amadurecimento do fruto 655 Arabidopsis e tomateiro são sistemas-modelo para o estudo do desenvolvimento do fruto 655 Os frutos carnosos passam por amadurecimento 657 O amadurecimento envolve mudanças na cor do fruto 657 O amolecimento do fruto envolve a ação coordenada de muitas enzimas de degradação da parede celular 658 Paladar e sabor refletem mudanças nos compostos de ácidos, açúcares earoma 658 O vínculo causal entre etileno e amadurecimento foi demonstrado em tomates transgênicos e mutantes 658 Os frutos climatéricos e não climatéricos diferem em suas respostas ao etileno 658 O processo de amadurecimento é regulado transcricionalmente 660 As angiospermas compartilham uma gama de mecanismos moleculares comuns que controlam o desenvolvimento e o amadurecimento do fruto 660 O amadurecimento do fruto está sob controle epigenético 661 A compreensão mecanística do processo de amadurecimento tem aplicações comerciais 661 CAPÍTULO 22 Senescência Vegetal e Morte Celular 665 Morte celular programada e autólise 666 A morte celular programada durante o desenvolvimento normal difere daquela da resposta de hipersensibilidade 668 A rota de autofagia captura e degrada constituintes celulares dentro de compartimentos líticos 669 Um subconjunto de genes relacionados à autofagia controla a formação do autofagossomo 669 A rota autofágica desempenha um duplo papel no desenvolvimento vegetal 671 A síndrome de senescência foliar 671 A idade de desenvolvimento de uma folha pode diferir de sua idade cronológica 672 A senescência foliar pode ser sequencial, sazonal ou induzida por estresse 672 A senescência foliar do desenvolvimento consiste em três fases distintas 673 As primeiras alterações celulares durante a

senescência foliar ocorrem no cloroplasto 675 A autólise das proteínas do cloroplasto ocorre em múltiplos compartimentos 675 A proteína STAY-GREEN (SGR) é exigida tanto para a reciclagem da proteína LHCP II como para o catabolismo da clorofila 676 A senescência foliar é precedida por uma expressiva reprogramação da expressão gênica 677 Senescência foliar: a rede reguladora 678 As famílias dos genes NAC e WRKY são os fatores de transcrição mais abundantes que regulam a senescência foliar 678 EROs servem como agentes de sinalização interna na senescência foliar 680 Açúcares acumulam-se durante a senescência foliar e podem servir como um sinal 680 Os hormônios vegetais interagem na regulação da senescência foliar 681 Abscisão foliar 684 O ritmo da abscisão foliar é regulado pela interação de etileno e auxina 685 Senescência da planta inteira 686 Os ciclos de vida de angiospermas podem ser anuais, bianuais ou perenes 686 A senescência da planta inteira difere do envelhecimento em animais 687 A determinação dos meristemas apicais da parte aérea é regulada pelo desenvolvimento 688 A redistribuição de nutrientes ou hormonal pode desencadear a senescência em plantas monocárpicas 689 A taxa de acumulação de carbono em árvores aumenta continuamente com o tamanho delas 689 CAPÍTULO 23 Interações Bióticas 693 Interações benéficas entre plantas e microrganismos 695 Os fatores Nod são reconhecidos pelo receptor de fator Nod (NFR) em leguminosas 695

Associações com micorrizas arbusculares e simbiose de fixação de nitrogênio envolvem rotas de sinalização 695 Rizobactérias podem aumentar a disponibilidade de nutrientes, estimular a ramificação da raiz e proteger contra patógenos 697 Interações nocivas entre plantas, patógenos e herbívoros 697 Barreiras mecânicas fornecem uma primeira linha de defesa contra insetos-praga e patógenos 698 Os metabólitos secundários vegetais podem afastar insetos herbívoros 700 As plantas armazenam compostos tóxicos constitutivos em estruturas especializadas 701 Frequentemente, as plantas armazenam moléculas de defesa no vacúolo, como conjugados de açúcar, hidrossolúveis e não tóxicos 703 Os níveis constitutivos de compostos secundários são mais elevados em folhas jovens em desenvolvimento do que nos tecidos mais velhos 705 Respostas de defesa induzidas contra insetos herbívoros 705 As plantas podem reconhecer componentes específicos na saliva dos insetos 706 Os ácidos graxos modificados secretados por gafanhotos atuam como eliciadores de acúmulo de ácido jasmônico e emissão de etileno 706 Os insetos sugadores ativam rotas de sinalização de defesa semelhantes àquelas ativadas por infecções por patógenos 707 A sinalização de cálcio e a ativação da rota da MAPquinase são eventos iniciais associados à herbivoria de insetos 707 O ácido jasmônico ativa respostas de defesa contra insetos herbívoros 708 O ácido jasmônico atua por um mecanismo conservado de sinalização de ubiquitina ligase 709 Interações hormonais contribuem para as interações entre plantas e insetos herbívoros 709 O ácido jasmônico inicia a produção de proteínas de defesa que inibem a digestão de herbívoros 710 Os danos causados por herbívoros induzem defesas sistêmicas 710 Genes de receptor tipo glutamato (GLR) são necessários para a sinalização elétrica de longa distância durante a herbivoria 712 Os voláteis induzidos por herbívoros podem repelir herbívoros e atrair inimigos naturais 712 Os voláteis induzidos por herbívoros podem servir como sinais de longa distância entre as plantas 713 Sumário Detalhado xxix Os voláteis induzidos por herbívoros também podem atuar como sinais sistêmicos em uma mesma planta 714 As respostas de defesa contra herbívoros e patógenos são reguladas por ritmos circadianos 714 Os insetos desenvolveram mecanismos para anular as defesas vegetais 715 Defesas vegetais contra patógenos 715 Os agentes patogênicos microbianos desenvolveram várias estratégias para invadir as

plantas hospedeiras 715 Patógenos produzem moléculas efetoras que auxiliam na colonização de suas células hospedeiras vegetais 716 A infecção por patógeno pode originar “sinais de perigo” moleculares que são percebidos por receptores de reconhecimento de padrões (PRRs) de superfície celular 717 Genes R fornecem resistência a patógenos particulares pelo reconhecimento de efetores linhagemespecíficos 718 A exposição aos eliciadores induz uma cascata de transdução de sinais 719 Os efetores liberados por insetos sugadores também ativam os receptores NBS-LRR 719 A resposta de hipersensibilidade é uma defesa comum contra patógenos 720 Fitoalexinas com atividade antimicrobiana se acumulam após o ataque do patógeno 721 Um único contato com o patógeno pode aumentar a resistência aos ataques futuros 721 Os principais componentes da rota de sinalização do ácido salicílico na SAR foram identificados 723 As interações de plantas com bactérias não patogênicas podem desencadear resistência sistêmica por um processo denominado resistência sistêmica induzida (ISR) 723 Defesas vegetais contra outros organismos 724 Alguns nematódeos parasitas de plantas formam associações específicas através de formação de estruturas de forrageio distintas 724 Plantas competem com outras plantas secretando metabólitos secundários alelopáticos no solo 725 Algumas plantas são patógenos biotróficos de outras plantas 726 CAPÍTULO 24 Estresse Abiótico 731 Definição de estresse vegetal 732 O ajuste fisiológico ao estresse abiótico envolve conflitos (trade-offs) entre os desenvolvimentos vegetativo e reprodutivo 732

XXX Sumário Detalhado Aclimatação e adaptação 733 A adaptação ao estresse envolve modificação genética durante muitas gerações 733 A aclimatação permite que as plantas respondam às flutuações ambientais 733 Fatores ambientais e seus impactos biológicos nas plantas 734 O déficit hídrico diminui a pressão de turgor, aumenta a toxicidade iônica e inibe a fotossíntese 735 O estresse salino tem efeitos osmóticos e citotóxicos 736 O estresse luminoso pode ocorrer quando plantas adaptadas ou aclimatadas à sombra são sujeitas à luz solar plena 736 O estresse térmico afeta um amplo espectro de processos fisiológicos 736 A inundação resulta em estresse anaeróbico à raiz 737 Durante o estresse por congelamento, a formação de cristal de gelo extracelular provoca desidratação celular 737 Os metais pesados podem imitar nutrientes minerais essenciais e gerar espécies reativas de oxigênio 737 As deficiências de nutrientes minerais são uma causa de estresse 737 O ozônio e a luz ultravioleta geram espécies reativas de oxigênio que causam lesões e induzem a morte celular programada 737 Combinações de estresses abióticos podem induzir rotas de sinalização e metabólicas exclusivas 738 A exposição sequencial a estresses abióticos diferentes às vezes confere proteção cruzada 739 Mecanismos sensores de estresse em plantas 739 Sensores de ação precoce fornecem o sinal inicial para a resposta ao estresse 740 Rotas de sinalização ativadas em resposta ao estresse abiótico 740 Os intermediários da sinalização de muitas rotas de resposta ao estresse podem interagir 740 A aclimatação ao estresse envolve redes reguladoras transcricionais denominadas regulons 743 Os genes dos cloroplastos respondem à intensidade luminosa alta emitindo sinais de estresse ao núcleo 743 A onda de autopropagação de EROs medeia a aclimatação sistêmica adquirida 745 Mecanismos epigenéticos e pequenos RNAs fornecem proteção adicional contra o estresse 745 As interações hormonais regulam o desenvolvimento normal e respostas ao estresse abiótico 745 Mecanismos fisiológicos e do desenvolvimento que protegem as plantas contra o estresse abiótico 747 Por acumulação de solutos, as plantas ajustam-se osmoticamente a solos secos 748 Os órgãos submersos desenvolvem um aerênquima em resposta à hipoxia 749 Antioxidantes e rotas de inativação de espécies reativas de oxigênio protegem as células do estresse oxidativo 750 Chaperonas moleculares e protetores moleculares protegem proteínas e

membranas durante o estresse abiótico 751 As plantas podem alterar seus lipídeos de membrana em resposta à temperatura e a outros estresses abióticos 752 Mecanismos de exclusão e de tolerância interna permitem que as plantas suportem íons tóxicos 753 As fitoquelatinas e outros queladores contribuem para a tolerância interna de íons de metais tóxicos 754 As plantas usam moléculas crioprotetoras e proteínas anticongelamento para impedir a formação de cristais de gelo 754 A sinalização do ácido abscísico durante o estresse hídrico causa o grande efluxo de K* e ânions provenientes das células-guarda 755 As plantas podem alterar sua morfologia em resposta ao estresse abiótico 757 Alterações metabólicas capacitam as plantas para enfrentar diversos estresses abióticos 759 O processo de recuperação do estresse pode ser perigoso para a planta e requer um ajuste coordenado de metabolismo e fisiologia vegetais 759 O desenvolvimento de culturas vegetais com aumento da tolerância às condições de estresse abiótico é uma meta importante da pesquisa agrícola 759 Glossário 763 Créditos das Ilustrações 799 Créditos das Fotografias 810 Apêndices 1-4 online* Índice 811 *Para acessar os Apêndices, entre em loja.grupoa.com.br, encontre a página do livro por meio do campo de busca e clique no link Conteúdo Online.

Arquitetura da Célula e do Vegetal isiologia vegetal é o estudo dos processos vegetais — como as plantas crescem, desenvolvem-se e funcionam à medida que interagem com os ambientes físico (abiótico) e vivo (biótico). Embora este livro enfatize as funções fisiológicas, bioquímicas e moleculares das plantas, é importante reconhecer que, ao falar sobre a troca gasosa na folha, a condução de água no xilema, a fotossíntese no cloroplasto, o transporte de íons através das membranas, as rotas de transdução de sinal envolvendo luz e hormônios, ou a expressão gênica durante o desenvolvimento, todas essas funções dependem inteiramente das estruturas. A função deriva de estruturas que interagem em cada nível de complexidade. Ela ocorre nas seguintes situações: (a) quando moléculas diminutas se reconhecem e se interligam, produzindo um complexo com funções novas; (b) quando uma folha nova se expande e quando células e tecidos interagem durante o processo de desenvolvimento da planta; e (c) quando organismos enormes se sombreiam, nutrem ou se cruzam uns com os outros. Em todos os níveis, a partir de moléculas até organismos, a estrutura e a função representam diferentes pontos de referência de uma unidade biológica. A unidade de organização fundamental de plantas e de todos os organismos vivos é a célula. O termo célula deriva do latim cella, cujo significado é “despensa” ou “câmara”. Ele foi empregado pela primeira vez na biologia em 1665, pelo cientista inglês Robert Hooke, para descrever as unidades de uma estrutura semelhante a favos de mel, observada em uma cortiça, sob um microscópio óptico composto. As “células” que Hooke observou eram, na verdade, lumes vazios de células mortas, delimitados por paredes celulares; porém o termo é apropriado, pois as células são os constituintes estruturais básicos que definem a estrutura vegetal. Movendo-se para o exterior da célula, grupos de células especializadas formam tecidos específicos, e tecidos específicos dispostos em padrões particulares são a base de órgãos tridimensionais. Assim como a anatomia da planta (o estudo dos arranjos macroscópicos de células e tecidos nos órgãos) teve seu impulso inicial com o aperfeiçoamento do microscópio óptico no século XVII, a biologia da célula vegetal (o estudo do interior das células) foi estimulada pelo primeiro uso do microscópio eletrônico em material biológico em meados do século XX. Aprimoramentos subsequentes tanto na microscopia Óptica quanto na eletrônica

revelaram a dinâmica e a surpreendente diversidade dos componentes que constituem as células — as organelas, cujas atividades combinadas são necessárias para a ampla gama de funções celulares e fisiológicas que caracterizam os organismos biológicos.

2 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal Este capítulo fornece uma visão geral da anatomia básica e da biologia celular das plantas, desde a estrutura macroscópica de órgãos e tecidos até a ultraestrutura microscópica de organelas celulares. Os capítulos seguintes irão discorrer sobre essas estruturas mais detalhadamente do ponto de vista de suas funções fisiológicas e de desenvolvimento em diferentes estágios do ciclo de vida da planta. Processos vitais das plantas: princípios unificadores A grande diversidade de tamanhos e de formas vegetais é familiar a todos. As plantas variam em sua altura de menos de 1 cm a mais de 100 m. A morfologia, ou forma, da planta também é surpreendentemente diversa. À primeira vista, a diminuta planta lentilha-d'água (Lemna) parece ter muito pouco em comum com um cacto gigante ou uma sequoia. Como nenhum vegetal possui todo o espectro de adaptações para a amplitude de ambientes que as plantas ocupam na Terra, os fisiologistas vegetais estudam organismos-modelo, ou seja, vegetais com ciclos de vida curtos e genomas pequenos (a totalidade de suas informações genéticas) (ver Tópico 1.1 na internet). Esses modelos são úteis, pois todos os vegetais, independentemente de suas adaptações específicas, executam processos similares e estão pautados no mesmo plano arquitetural. Os principais princípios unificadores de plantas podem ser resumidos da seguinte maneira: * Como produtores primários da Terra, plantas e algas verdes são os coletores solares finais. Elas captam a energia da luz solar e convertem a energia luminosa em energia química, a qual é armazenada nas ligações formadas durante a síntese de carboidratos, a partir de dióxido de carbono e água. Diferentemente de certas células reprodutivas, as plantas não se deslocam de um lugar para outro; elas são sésseis. Em substituição à mobilidade, eles desenvolveram a capacidade de crescer em busca dos recursos essenciais, como luz, água e nutrientes minerais, durante todo o seu ciclo de vida. º As plantas terrestres são estruturalmente reforçadas para dar suporte à sua massa, à medida que elas crescem em direção à luz e contra a força da gravidade. As plantas terrestres apresentam mecanismos para transportar água e sais minerais do solo para os locais de fotossíntese e de crescimento, bem como para transportar os produtos da fotossíntese até os tecidos e órgãos não fotossintetizantes. As plantas perdem água continuamente por

evaporação e, evolutivamente, desenvolveram mecanismos para evitar a dessecação. As plantas desenvolvem-se a partir de embriões que extraem nutrientes da planta-mãe, e essas reservas nutritivas adicionais facilitam a produção de grandes estruturas autossustentáveis no ambiente terrestre. Classificação e ciclos de vida das plantas Com base nos princípios listados anteriormente, em geral as plantas podem ser definidas como organismos multicelulares derivados de embriões, sésseis, adaptados ao ambiente terrestre e capazes de converter dióxido de carbono em compostos orgânicos complexos pela fotossíntese. Essa definição geral inclui um amplo espectro de organismos, desde musgos até plantas floríferas (com flores), como ilustrado no diagrama, ou cladograma, que descreve a linhagem evolutiva como ramos, ou clados, de uma árvore (Figura 1.1). As relações entre os sistemas atuais e passados de identificação de plantas, os sistemas de classificação (taxonomia) e o pensamento evolutivo são discutidos no Tópico 1.2 na internet. As plantas compartilham com algas verdes (na maior parte, aquáticas) a característica primitiva tão importante para a fotossíntese nos dois clados: seus cloroplastos contêm os pigmentos clorofila a e b, assim como f-caroteno. Plantas, ou embriófitas, compartilham as características evolutivamente derivadas para sobreviver em ambiente terrestre e que inexistem nas algas. Os vegetais incluem plantas avasculares, ou briófitas (musgos, antóceros e hepáticas), e plantas vasculares, ou traqueófitas. As plantas vasculares, por sua vez, consistem em plantas sem sementes (pteridófitas e grupos afins) e plantas com sementes (gimnospermas e angiospermas). As características de muitos desses clados de plantas estão descritas nos modelos representativos de suas espécies (ver Tópico 1.1 na internet). Devido aos variados usos — agrícola, industrial, de madeira e medicinal das plantas —, bem como seu domínio esmagador dos ecossistemas terrestres, a maioria das pesquisas em biologia vegetal tem enfocado as plantas que evoluíram nos últimos 300 milhões de anos, as plantas com sementes (espermatófitas) (ver Figura 1.1). As gimnospermas (do grego, “semente nua”) compreendem coníferas, cicas, ginkgo e gnetófitas (que inclui Ephedra, uma planta medicinal popular). Cerca de 800 espécies de gimnospermas são conhecidas. O maior grupo das gimnospermas é representado pelas coníferas (“portadoras de cones”), que incluem árvores de importância comercial, como o pinheiro, o abeto, o espruce e a

sequoia. As angiospermas (do grego “semente em urna”) evoluíram há cerca de 145 milhões de anos e incluem três grandes grupos: as monocotiledôneas, as eudicotiledôneas e as chamadas angiospermas basais, que incluem a família da Magnólia e grupos afins. Com exceção das grandes florestas de coníferas do Canadá, do Alasca e do norte da Eurásia, as angiospermas dominam a paisagem. Cerca de 370 mil espécies são conhecidas, além de 17 mil espécies não descritas preditas por taxonomistas usando modelos computacionais. A maioria das espécies preditas está ameaçada, pois elas ocorrem principalmente em regiões de rica biodiversidade, onde a destruição de hábitats é comum. A grande inovação morfológica das angiospermas é a flor; por isso elas são referidas como plantas floríferas. O Tópico 1.3 na internet discute a relação entre a anatomia da flor e o ciclo de vida da planta.

Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 3 Plantas (embriófitas) N (di N Plantas avasculares Plantas vasculares Algas (briófitas) (traqueófitas) N N en (dá NO NO b Plantas floríferas (angiospermas) Musgos, as A. E antóceros e Pteridófitas e Magnólia e Monoco- EudicotiAlgas vermelhas Algas verdes hepáticas grupos afins | Gimnospermas grupos afins tiledôneas ledôneas Figura 1.1. Cladograma mostrando as relações evolutivas entre os vários membros das plantas e seus parentes próximos, as algas. A seOs ciclos de vida da planta alternam-se entre gerações diploides e haploides As plantas, ao contrário dos animais, alternam entre duas gerações multicelulares distintas para completar seu ciclo de vida. Isso é chamado de alternância de gerações. Uma geração tem células diploides, células com duas cópias de cada cromossomo, abreviado como tendo 2n cromossomos, e a outra geração tem células haploides, células com apenas uma cópia de cada cromossomo, abreviado como An. Cada uma dessas gerações multicelulares pode ser mais ou menos dependente fisicamente da outra, conforme seu agrupamento evolutivo. Quando animais diploides (2n), representados por seres humanos no ciclo mais interno da Figura 1.2, produzem gametas haploides, óvulo (In) e espermatozoide (In), eles fazem isso diretamente pelo processo de meiose, a divisão celular que resulta em uma redução do número de cromossomos de 2n para 1n. Por outro lado, os produtos da meiose em plantas diploides são esporos, e formas vegetais diploides são, por conseguinte, chamadas de esporófitos. Cada esporo é capaz de sofrer mitose, a divisão celular que não altera o número de cromossomos nas células-filhas, para formar um novo indivíduo multicelular haploide, o gametófito, como mostram os ciclos mais externos da Figura 1.2. Os gametófitos produzem gametas, a oosfera e os núcleos espermáticos por simples mitose, enquanto gametas em Uy, Sementes | Transporte vascular de água e fotossintatos % Adaptações à | vida terrestre o Cloroplastos contendo clorofila a + b quência de inovações evolutivas indicadas no lado direito da figura por fim deu origem às angiospermas. Maa, milhões de anos atrás. animais são produzidos por meiose. Essa é uma diferença fundamental entre plantas e animais e desmente algumas histórias sobre “os pássaros e as abelhas” — as abelhas não carregam espermatozoides para fecundar flores femininas, elas carregam o gametófito masculino, o pólen, que é uma estrutura multicelular

que produz células espermáticas. Quando colocado sobre o tecido esporofítico receptivo, o grão de pólen germina para formar um tubo polínico que deve crescer através do tecido esporofítico até atingir o gametófito feminino. O gametófito masculino penetra no gametófito feminino e libera o núcleo espermático para fecundar a oosfera. Essa natureza oculta do sexo em plantas, que ocorre profundamente dentro do tecido esporofítico, tornou sua descoberta difícil e quando feita, foi tão “chocante” que muitas vezes foi negada. Uma vez que os gametas haploides se fundem e a fecundação ocorre para criar o zigoto 2n, os ciclos de vida de animais e plantas tornam-se semelhantes (ver Figura 1.2). O zigoto passa por uma série de divisões mitóticas para produzir o embrião, o qual, por fim, transforma-se no adulto maduro diploide. Assim, todos os ciclos de vida de plantas abrangem duas gerações distintas: a diploide, geração esporofítica produtora de esporos, e a haploide, geração gametofítica produtora de gametas. Uma linha traçada entre a fecundação e a meiose divide esses dois estágios separados do ciclo de vida

4 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal T » Soro f. 4 Pteridófita 9 Es Angiosperma Gimnosperma Musgo Esporófito (2n) cresce para fora do gametófito (1n) Sem semente Esporófito (2n) [erros] Semente com embrião (2n) Casca da semente a partir do esporófito Embrião (2n) dentro do saco 9 Megásporo (1n) O Micrósporo (1n) (2n) (2n) Embrião (2n) Mitose Embrião (2n) dentro do arquegônio (1n) Q Gametófito (1n) = saco embrionário O Gametófito (1n) = Mitose pólen Esporo (1n) — Gametófito (1n) com órgãos O e 9 (anterídio e arquegônio) Musgo Pteridófita Gameta Esperma- ; mastozoide Óvulo Gameta Oosfera culino Oosfera (In) (1n) masculino (1n) (1n) (1n) (1n) Zigoto Zigoto embrionário (In em gimnospermas, endosperma derivado da fecundação dupla 3n* em angiospermas) Figura 1.2 Diagrama dos ciclos de vida gerais de plantas e animais. Diferentemente dos animais, as plantas exibem alternância de gerações. Em vez de produzir gametas diretamente por meiose, como os animais, as plantas formam esporos vegetativos por meiose. Esses esporos 1n (haploides) dividem-se para produzir um segundo indivíduo multicelular chamado gametófito. O gametófito, geral das plantas (ver Figura 1.2). O aumento do número de mitoses entre a fecundação e a meiose aumenta o tamanho da geração esporofítica e o número de esporos que podem ser produzidos. Ter mais esporos por evento de fecundação então, produz gametas (gameta masculino e oosfera) por mitose. Após a fecundação, o zigoto 2n (diploide) resultante desenvolve-se em uma geração de esporófito maduro, e o ciclo começa novamente. Em angiospermas, o processo de fecundação dupla produz um tecido nutritivo 3n (triploide) ou nível de ploidia superior (*; ver Capítulo 21) chamado endosperma. poderia compensar a baixa fertilidade quando a água se torna escassa na terra. Isso poderia explicar a forte tendência ao aumento do tamanho da geração esporofítica, em relação à geração gametofítica, durante a evolução de plantas.

A geração esporofítica é dominante nas espermatófitas (plantas com sementes), as gimnospermas e as angiospermas, e dá origem a diferentes esporos: os megásporos, que se desenvolvem em gametófito feminino, e os micrósporos, que se desenvolvem em gametófito masculino (ver Figura 1.2). A maneira como os gametófitos masculinos e femininos resultantes são separados é bastante diversificada. Em angiospermas, um único indivíduo em uma espécie monoica (do grego, "uma casa") tem flores que produzem tanto gametófitos masculinos quanto femininos; ambos podem ocorrer em uma única flor "perfeita", como em tulipas, ou podem ocorrer separadamente em flores masculinas (estaminadas) e femininas (pistiladas), como no milho (Zea mays). Se flores masculinas e femininas ocorrem em indivíduos separados, como no salgueiro ou no álamo, então a espécie é dioica (do grego, "duas casas"). As gimnospermas, gingkos e cicas são dioicas, enquanto as coníferas são monoicas. As coníferas produzem cones femininos, megastróbilos (do grego, "grandes cones"), em geral posicionados na planta mais acima do que os cones masculinos, microstróbilos (do grego, "pequenos cones"). Megásporos e micrósporos produzem gametófitos com apenas algumas células, em comparação com o esporófito. A produção de célula espermática e oosfera, bem como a dinâmica da fecundação, difere entre os gametófitos de espermatófitas (ver Tópico 1.3 na internet). Em angiospermas, existe um surpreendente processo de fecundação dupla, em que dois espermatozoides são produzidos, dos quais apenas um fecunda a oosfera. O outro espermatozoide funde-se com dois núcleos no gametófito feminino para produzir o endosperma 3n (três conjuntos de cromossomos), o tecido de armazenamento das sementes das angiospermas. (Algumas angiospermas produzem endosperma dos níveis de ploidia superior; ver Capítulo 21.) O tecido de reserva da semente em gimnospermas é gametofítico In, porque não há fecundação dupla (ver Figura 1.2). Assim, a semente de espermatófitas não é de todo um esporo (definido como uma célula que produz a geração gametofítica), mas contém tecido gametofítico (In) de reserva em gimnospermas e tecido de reserva 3n derivado do gametófito em angiospermas. Nos grupos mais basais das plantas terrestres, como as pteridófitas atuais e os musgos, a geração esporofítica dá origem a esporos que se desenvolvem em gametófitos adultos. Os gametófitos têm regiões

que se diferenciam em estruturas masculinas e femininas, o anterídio masculino e o arquegônio feminino. Em pteridófitas, o gametófito é um pequeno prótalo monoico, que tem anterídios e arquegônios, que se dividem por mitose para produzir gametas masculinos móveis e oosfera, respectivamente. A geração gametofítica “folhosa” é dominante em musgos e contém anterídios e arquegônios no mesmo indivíduo (monoica) ou em diferentes indivíduos (dioica). O gameta masculino móvel, em seguida, entra no arquegônio e fecunda a oosfera, para formar o zigoto 2n, que se desenvolve em um embrião fechado no tecido gametofítico, mas Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 5 não se forma semente. O embrião desenvolve-se diretamente no esporófito adulto 2n. Visão geral da estrutura vegetal Apesar de sua aparente diversidade, o corpo de todas as plantas com sementes apresenta o mesmo plano básico (Figura 1.3). O corpo vegetativo é composto de três órgãos — o caule, a raiz e as folhas —, cada um com uma direção, ou polaridade, diferente de crescimento. O caule cresce para cima e apoia a parte aérea da planta. A raiz, que ancora a planta e absorve água e nutrientes, cresce em profundidade no solo. As folhas, cuja função principal é a fotossíntese, crescem lateralmente a partir dos nós caulinares. As variações na disposição das folhas podem dar origem a muitas formas diferentes de partes aéreas, o termo usado para folhas e caule juntos. Por exemplo, os nós das folhas podem estar dispostos em espiral em torno do caule, em rotação por um ângulo fixo entre cada entrenó (a região entre dois nós). Por outro lado, as folhas podem surgir opostas ou alternadas em ambos os lados do caule. A forma do órgão é definida por padrões direcionais de crescimento. A polaridade do crescimento do eixo primário da planta (o caule principal e a raiz) é vertical, enquanto a folha típica cresce lateralmente nas margens, produzindo a sua lâmina achatada. As polaridades de crescimento desses órgãos estão adaptadas à sua função: folhas atuam na absorção da luz, caules alongam para erguer as folhas em direção à luz solar, e raízes alongam em busca de água e de nutrientes do solo. A parede é o componente da célula que determina diretamente a polaridade do crescimento nas plantas. As células vegetais são delimitadas por paredes rígidas O limite externo fluido do citoplasma vivo de células vegetais é a membrana plasmática (também chamada de plasmalema), similar em animais, fungos e bactérias. O citoplasma é definido como todas as organelas e

citoesqueleto suspenso no citosol, a fase hidrossolúvel e coloidal, situado no interior da membrana plasmática, mas que exclui o nucleoplasma, o compartimento interno do núcleo delimitado por uma membrana em eucariotos. No entanto, ao contrário das células animais, as células vegetais são adicionalmente protegidas por uma parede rígida, a parede celular celulósica (Figura 1.4). Devido à ausência de paredes celulares em animais, células embrionárias são capazes de migrar de um local para outro; tecidos e órgãos em desenvolvimento podem, assim, conter células que se originaram em diferentes partes do organismo. Nos vegetais, as migrações celulares são impedidas, pois a lamela média liga firmemente as células adjacentes. Como consequência, o desenvolvimento vegetal, ao contrário do animal, depende exclusivamente dos padrões de divisão e de expansão celulares. As células vegetais apresentam dois tipos de parede: primária e secundária (ver Figura 1.4A). As paredes ce

6 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal (A) Ápice da parte aérea (B) Folha Células fundamentais (pavement cells) da superfície superior Primórdios foliares Meristema apical do caule E Cutícula a] Parênquima paliçádico (tecido fundamental) Parênquima da bainha do feixe Sistemas vasculares — — Floema Superfície inferior da epiderme (tecido dérmico) Célula-guarda Parênquima esponjoso (tecido fundamental) Figura 1.3 Representação esquemática do corpo de uma eudicotiledônea típica. Cortes transversais de (A) ápice da parte aérea, (B) folha, (C) caule, (D) raiz e (E) meristema apical de raiz também são apresentadas. Os cortes longitudinais do ápice da parte aérea e do ápice da raiz são de linho (Linum usitatissimum). Entrenó (C) Caule Epiderme Linha do solo (sistema dérmico) E —— Córtex | sitema Medula | fundamental Raiz [5 Xilema | sistema lateral O] — Floema vascular Raiz Câmbio pivotante) vascular Pelos OA da raiz (D) Raiz Epiderme (sistema dérmico) Parênquima cortical . Periciclo Sistema (meristema de | fundamental Meristema apical da raiz ramificação) Endoderme . Floema | sistema Coifa Xilema / Vascular Pelos da raiz [=) (tecido dérmico) vascular

Parede secundária (A) Plasmodesmo Lamela rimário simples média p p Parede primária Retículo Vacúolo endoplasmático Núcleo Membrana plasmática Plasmodesmo primário ramificado Plasmodesmo secundário ramificado Plasmodesmo primário simples Membrana plasmática Conexão citoplasmática Eixo central Colarinho da parede q | | E 200 nm Desmotúbulo 50 nm (D) Conexão Parede Colarinho citoplasmática Desmotúbulo celular da parede Citoplasma Membrana plasmática AMU A Eixo central E Região de constrição Cavidade central Lume do retículo Proteína radial Proteína endoplasmático de membrana plasmática (E) (F) (G) L- = = = = = = + 30 um Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 7 Figura 1.4 Parede celular vegetal e seus plasmodesmos associados. (A) Representação diagramática das paredes celulares de quatro células vegetais adjacentes. As células apenas com paredes primárias e com ambas as paredes — primária e secundária — estão ilustradas. As paredes secundárias formam-se por dentro das paredes primárias. As células estão conectadas tanto por plasmodesmos simples (não ramificados) quanto por ramificados. Os plasmodesmos formados durante a divisão celular são plasmodesmos primários. (B) Micrografia eletrônica de uma parede que separa duas células adjacentes, mostrando plasmodesmos simples em vista longitudinal. (C) Corte tangencial da parede celular mostrando um plasmodesmo. (D) Diagrama esquemático da superfície e vista transversal de um plasmodesmo. O poro consiste em uma cavidade central rebaixada pela qual o desmotúbulo passa, ligando o retículo endoplasmático de células adjacentes. (E) Células epidérmicas de folha de Arabidopsis em microscopia de fluorescência, mostrando a parede celular em vermelho e o complexo de plasmodesmos em verde. A seta aponta o número elevado de plasmodesmos nas junções celulares de três vias, e o retângulo delimita plasmodesmos que ligam as células da epiderme às células subjacentes, as células do mesofilo. (F) Uma única célula epidérmica de folha de tabaco expressando uma proteína verde fluorescente de movimento viral fotografada com microscopia de fluorescência. G) Depois de uma única célula epidérmica de folha de tabaco expressar o gene para uma proteína de movimento viral, várias células epidérmicas da folha de tabaco expressam essa proteína, porque ela se moveu pelas células através dos plasmodesmos. (B de Robinson-Beers e Evert,

1991, cedida por R. Evert; C de Belle Oparka, 2011; E de Fitzgibbon et al., 2013; Fe G de Ueki e Citovsky, 2011.) Membrana plasmática Proteína de membrana plasmática Desmotúbulo Eixo central Proteína do desmotúbulo Colarinho da parede

8 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal lulares primárias costumam ser finas (menos de 1 pm), caracterizando células jovens e em crescimento. As paredes celulares secundárias, mais espessas e resistentes que as primárias, são depositadas na superfície interna da parede primária, quando a maior parte do crescimento está concluída. As paredes secundárias devem sua resistência e rigidez à lignina, um material quabradiço e viscoso (ver Capítulo 14). A evolução das paredes celulares lignificadas proporcionou aos vegetais o reforço estrutural necessário para crescerem verticalmente acima do solo e conquistarem o ambiente terrestre. As briófitas, que carecem de paredes celulares lignificadas, são incapazes de crescer mais do que poucos centímetros acima do solo. Os plasmodesmos permitem o movimento livre de moléculas entre as células O citoplasma das células adjacentes em geral está conectado por plasmodesmos, canais tubulares de 40 a 50 nm de diámetro e formados pelas membranas plasmáticas conectadas de células adjacentes (ver Figura 1.4A-D). Eles facilitam a comunicação intracelular durante o desenvolvimento vegetal, permitindo a troca de sinais citoplasmáticos vitais para o desenvolvimento na forma de proteínas, ácidos nucleicos e outras macromoléculas (ver Capítulos 18-20). As células vegetais interconectadas dessa maneira formam um continuum citoplasmático referido como simplasto. O transporte intercelular de solutos por intermédio dos plasmodesmos é, então, chamado de transporte simplástico (ver Capítulos 4 e 6). O transporte através dos espaços da parede, que constituem o apoplasto, é chamado de transporte apoplástico. Ambas as formas de transporte são importantes no sistema vascular das plantas (ver Capítulo 6). Os plasmodesmos primários se estabelecem à medida que a parede primária se forma durante e após a divisão celular (discutido mais adiante neste capítulo). Os plasmodesmos secundários formam-se após a conclusão da divisão celular, atravessando as paredes primárias e secundárias (ver Figura 1.4A), quando pequenas regiões da parede celular são digeridas por enzimas e as membranas de células adjacentes se fusionam para formar o canal. A rede do retículo endoplasmático (ver seção O sistema de endomembranas mais adiante) de células adjacentes é também conectada, formando o desmotúbulo (ver Figura 1.4C e D), que atravessa o centro do canal. Proteínas revestem a superfície externa do desmotúbulo e a superfície interna da membrana

plasmática (ver Figura 1.4D); acredita-se que as duas superfícies sejam conectadas por proteínas filamentosas (raios), que dividem a conexão citoplasmática em microcanais. Uma estrutura semelhante a um colarinho, composto pela calose (polissacarídeo), circunda o estreitamento do canal em cada extremidade e serve para restringir o tamanho do poro. O simplasto pode transportar água, solutos e macromoléculas entre as células, sem atravessar a membrana plasmática. No entanto, existe uma restrição no tamanho das moléculas que podem ser transportadas através do simplasto; essa restrição é chamada de limite de exclusão por tamanho, que varia de acordo com o tipo de célula, o meio ambiente e o estágio de desenvolvimento. O transporte pode ser seguido pelo estudo do movimento de proteínas ou de corantes marcados por fluorescência entre as células (ver Figura 1.4E-G). O movimento através dos plasmodesmos pode ser regulado, ou fechado, por alteração das dimensões do colarinho da parede, conexão citoplasmática e lume do desmotúbulo. Além disso, os plasmodesmos adjacentes podem formar interligações que alteram o limite de exclusão por tamanho. Assim, os canais individuais, referidos como plasmodesmos simples, podem formar plasmodesmos ramificados (ver Figura 1.4A) quando eles se conectam uns com os outros. Em uma situação que ocorre com demasiada frequência, os vírus de plantas podem sequestrar os plasmodesmos e usá-los para espalhar suas partículas de célula a célula. Proteínas de movimento, codificadas pelo genoma do vírus, facilitam o movimento viral mediante interação com plasmodesmos por um de dois mecanismos. Proteínas de movimento de alguns vírus recobrem a superfície do genoma viral (geralmente RNA), formando complexos de ribonucleoproteínas. A proteína de movimento de 30 kDa do vírus do mosaico do tabaco age dessa maneira. Ela pode se mover entre células de folhas suscetíveis ao vírus, onde recruta outras proteínas na célula que reduzem a quantidade de calose no colarinho da parede, aumentando o tamanho do poro do plasmodesmo. Como resultado, mesmo as partículas virais maiores que o poro podem se mover rapidamente pelos plasmodesmos para a célula vizinha (ver Figura 1.4F e G). Outros vírus, como o vírus do mosaico do feijão-caupi e o vírus da doença vira-cabeça do tomateiro, codificam proteínas de movimento que formam túbulos de transporte no poro dos plasmodesmos, os quais facilitam o movimento de partículas maduras do vírus pelos plasmodesmos. As novas células são

produzidas por tecidos em divisão denominados meristemas O crescimento vegetal está concentrado em regiões específicas de divisão celular chamadas de meristemas. Quase todas as divisões nucleares (mitose) e as divisões celulares (citocinese) ocorrem nessas regiões meristemáticas. Na planta jovem, os meristemas mais ativos são conhecidos como meristemas apicais; eles estão localizados nos ápices do caule e da raiz (ver Figura 1.34 e E). A fase do desenvolvimento vegetal que dá origem aos novos órgãos e à forma básica da planta é denominada crescimento primário, que origina o corpo primário da planta. O crescimento primário resulta da atividade dos meristemas apicais. A divisão celular no meristema produz células cuboides de cerca de 10 pm de cada lado. A divisão é seguida por aumento celular progressivo, em geral alongamento, pelo qual as células se tornam muito mais longas do que largas (30-100 um de comprimento, 10-25 um de largura — cerca de metade da largura de um cabelo fino de bebê e cerca de 50 vezes a largura de uma bactéria típica). O aumento do comprimento produzido por

crescimento primário amplia a polaridade do eixo da planta (ápice-base), que é estabelecida no embrião. A diferenciação das células em tecidos especializados segue o alongamento celular (Figura 1.5, ver também Figura 1.3). Existem três sistemas de tecidos principais presentes em todos os órgãos da planta: sistema dérmico, sistema fundamental e sistema vascular (ver Figura 1.3B-D). O tecido dérmico forma a camada de proteção externa da planta e é chamado de epiderme no corpo primário da planta; o sistema fundamental preenche o volume tridimensional da planta e inclui a medula e o córtex de caules primários, parênqui(A) Crescimento primário a secundário do caule Epiderme Floema Câmbio vascular fascicular interfascicular Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 9 ma cortical e periciclo de raízes primárias, e o mesofilo nas folhas. O sistema vascular, que move, ou transloca, água e solutos por todo o comprimento da planta, é constituído por dois tipos de sistemas: o xilema e o floema, cada um dos quais consistindo em células condutoras, células do parênquima e fibras de paredes espessas. Alguns dos diferentes tipos de células que compõem esses tecidos serão abordados em detalhe no final do capítulo, quando será discutida a interação de suas diferentes organelas com a diferenciação. O tecido meristemático é também encontrado ao longo do comprimento da raiz e da parte aérea. As gemas axilaEpiderme: Intacta Rom Xilema primário Câmbio Estágio de desenvolvimento (B) Crescimento primário a secundário da raiz Epiderme Floema primário Xilema] primário | =j--Parênquima 1 / cortical 1 Endoderme Periciclo Câmbio vascular Xilema secundário Figura 1.5 Crescimento secundário em caules e raízes. (A) Crescimento primário a secundário do caule. O crescimento primário está identificado com letras verdes, enquanto o crescimento secundário está identificado com letras marrons. O câmbio vascular inicia como regiões separadas de crescimento nos feixes vasculares (ou câmbio fascicular) de xilema e floema primários. À medida que a planta cresce, os feixes vasculares conectam-se pela união do câmbio fascicular com o câmbio interfascicular (entre os feixes). Uma vez que o câmbio vascular forma um anel contínuo, divide-se para dentro, para gerar O xilema secundário, e para fora, para gerar o floema secundário. As regiões do córtex desenvolvem-se em fibras de floema e na periderEpiderme, parênquima cortical e endoderme descartados

Xilema primário =. Câmbio vascular Floema secundário Xilema secundário Fibras do floema me, que contém o felogênio, ou câmbio suberoso, e a feloderme (externa). Com o crescimento, a epiderme rompe-se e raios conectam o sistema vascular interno e externo. (B) Crescimento primário a secundário da raiz. O cilindro vascular central contém floema e xilema primários. Como no caule, o câmbio vascular torna-se conectado e cresce para fora, gerando floema secundário e raios. À medida que as raízes aumentam em circunferência, o periciclo gera a periderme da raiz, enquanto a epiderme, o parênquima cortical e a endoderme são descartados. O periciclo produz as fibras do floema e raios, bem como as raízes laterais (não mostradas). O câmbio vascular produz floema secundário e anéis de xilema secundário.

10 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal res são meristemas que se desenvolvem no nó ou na região axilar entre a folha e o caule. As gemas axilares tornam-se os meristemas apicais de ramos. As ramificações das raízes, as raízes laterais, surgem a partir de células meristemáticas no periciclo (ver Figura 1.5B; ver também Figura 1.3). Esse tecido meristemático, em seguida, torna-se o meristema apical da raiz lateral. Outro conjunto de células meristemáticas, o câmbio, dá origem ao crescimento secundário, que produz um aumento na largura ou no diâmetro das plantas, tendo polaridade radial (de dentro para fora) (ver Figura 1.5). A camada do câmbio que produz lenho é chamada de câmbio vascular. Esse meristema surge no sistema vascular, entre o xilema e o floema do corpo primário da planta. As células do câmbio vascular dividem-se longitudinalmente para produzir derivadas para o interior ou o exterior do caule ou da raiz. Elas também se dividem transversalmente para produzir raios que transmitem o material radialmente para fora.* As derivadas internas diferenciam-se em xilema secundário, que conduz a água e os nutrientes do solo, em direção ascendente, para outras partes da planta. Em climas temperados, o lenho estival (verão) é mais escuro e mais denso do que o lenho primaveril; camadas alternadas de lenhos estival e primaveril formam anéis anuais. As derivadas de câmbio vascular deslocadas na direção externa do caule ou da raiz secundários dão origem ao floema secundário, que, como o floema primário, conduz os produtos da fotossíntese, em direção descendente, a partir das folhas para outras partes da planta. As fibras associadas ao floema adicionam resistência à tensão do caule, como fazem todas as fibras (ver Figura 1.37). Por fim, o câmbio suberoso, ou felogênio, é a camada que produz a periderme, um tecido de proteção (ver Figura 1.5) na parte externa de plantas lenhosas. O felogênio normalmente surge a cada ano no floema secundário. A produção de camadas do súber (felema) resistentes à água isola os tecidos primários externos do caule ou da raiz de seu suprimento de água, o xilema, causando a murcha e a morte. A casca de uma planta lenhosa é o termo coletivo para vários tecidos — floema secundário, fibras do floema secundário, córtex (em caules), periciclo (em raízes) e periderme — e pode ser desprendida como uma unidade na camada macia de câmbio vascular. Organelas da célula vegetal Todas as células de plantas têm a mesma organização eucariótica básica: elas contêm

um núcleo, citoplasma e organelas subcelulares. Elas são envolvidas por uma membrana plasmática, que define seus limites, bem como por uma parede de celulose (Figura 1.6). Pequenas mudanças nesses *N. de R.T. O câmbio vascular possui dois tipos de células iniciais: fusiformes e radiais. As células derivadas das primeiras formarão os tecidos secundários do eixo. As células derivadas das iniciais radiais originarão os raios. componentes podem causar grandes mudanças na evolução e no desenvolvimento das plantas. Além da lignificação da parede celular secundária (já mencionada), que permite que as plantas tenham caules grandes e resistentes, o desenvolvimento do xilema é acompanhado pela perda do núcleo e de muitas outras organelas, permitindo que as células formem uma rede de tubos para o transporte de água. O final do capítulo incluirá mais exemplos de como as organelas se modificam durante a diferenciação, produzindo os quase 40 tipos celulares diferentes em plantas. No entanto, primeiro, todas as células vegetais começam com um conjunto semelhante de organelas. Tendo por base a sua origem, essas organelas dividem-se em três categorias principais: e Sistema de endomembranas: retículo endoplasmático, envoltório nuclear, complexo de Golgi, vacúolo, endossomos e membrana plasmática. O sistema de endomembranas exerce um papel central nos processos de secreção, de reciclagem de membranas e no ciclo celular. A membrana plasmática regula o transporte para dentro e para fora da célula. Os endossomos originam-se de vesículas derivadas da membrana plasmática e atuam no processamento ou na reciclagem dos conteúdos dessas vesículas. º Organelas de divisão independente, derivadas do sistema de endomembranas: os corpos lipídicos, os peroxissomos e os glioxissomos, que atuam na reserva de lipídeos e no metabolismo do carbono. * Organelas semiautônomas, de divisão independente: plastídios e mitocôndrias, que atuam no metabolismo energético e de reserva, além de sintetizar uma ampla gama de metabólitos e moléculas estruturais. Como essas organelas são compartimentos membranosos, será dado início à descrição da estrutura e da função da membrana. As membranas biológicas são bicamadas de fosfolipídeos que contêm proteínas Todas as células são envolvidas por uma membrana que representa seu limite, separando o citoplasma do ambiente externo. Essa membrana plasmática permite que a célula absorva e mantenha certas substâncias, excluindo outras. Várias proteínas de transporte, incorporadas na membrana plasmática, são responsáveis

por esse tráfego seletivo de solutos — íons hidrossolúveis e pequenas moléculas não carregadas — através da membrana. A acumulação de íons ou moléculas no citosol, pela ação das proteínas transportadoras, consome energia metabólica. Em células eucarióticas, as membranas compartimentalizam o material genético, estabelecem os limites de outras organelas especializadas da célula e regulam os fluxos de íons e metabólitos para dentro e para fora desses compartimentos. De acordo com o modelo do mosaico fluido, todas as membranas biológicas apresentam a mesma organização molecular básica. Elas consistem em uma dupla camada (bicamada) de lipídeos na qual as proteínas estão embe

Microtúbulos corticais Túbulo do retículo endoplasmático liso Cisterna do retículo endoplasmático rugoso Microfilamento cortical de actina WA Peroxissomo R Cloroplasto Parede ——————— |. celular primária Lamela média Lamela média composta Figura 1.6 Diagrama de uma célula vegetal. Vários compartimentos intracelulares são delimitados por suas respectivas membranas, como o tonoplasto, o envoltório nuclear e as membranas das demais organelas. As duas paredes celulares primárias adjacentes, junto com a lamela média, formam uma estrutura complexa, denominada lamela média composta. bidas (Figura 1.7). Cada camada é chamada de face da bicamada. As proteínas são responsáveis por quase metade da massa da maioria das membranas. No entanto, a constituição dos componentes lipídicos e as propriedades das proteínas variam de membrana para membrana, conferindo características funcionais específicas a cada uma. LIPÍDEOS Os lipídeos mais abundantes encontrados na membrana de plantas são os fosfolipídeos, uma classe de lipídeos em que dois ácidos graxos estão covalentemente ligados ao glicerol, que, por sua vez, está ligado covalentemente a um grupo fosfato. Ainda, ligado ao grupo fosfato no fosfolipídeo, há um grupo variável, chamado de grupo da cabeça, tal como serina, colina, glicerol ou inositol (ver Figura 1.70). As cadeias de hidrocarbonetos não polares dos áciCapítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 11 Núcleo A r . Envoltório nuclear Nucléolo Cromatina Ribossomos Membrana plasmática Corpo lipídico Mitocôndria Complexo de Golgi Plasmodesmos Cordão transvacuolar dos graxos formam uma região exclusivamente hidrofóbica, ou seja, que exclui a água. Ao contrário dos ácidos graxos, os grupos da cabeça são altamente polares; por conseguinte, as moléculas fosfolipídicas apresentam propriedades hidrofílicas e hidrofóbicas (ou seja, são anfipáticas). Vários fosfolipídeos encontram-se distribuídos assimetricamente na membrana plasmática, conferindo assimetria à membrana; em termos da composição dos fosfolipídeos, a face externa da membrana plasmática voltada para o meio extracelular é diferente da face interna, voltada para o citosol. As membranas de organelas vegetais especializadas, denominadas plastídios — grupo ao qual os cloroplastos pertencem — são as únicas cuja composição lipídica consiste quase inteiramente em glicosilglicerídeos, com grupos da cabeça polar de glicosil derivados de galactose. Esses

galactolipídeos podem conter galactose (ver Figura 1.70), digalactose ou galactose sulfatada em sua cabeça polar, mas não possuem fosfato. Eles são produtos de uma rota procariótica para a biossíntese de lipídeos, que plastídios e mitocôndrias herdaram de seus antepassados endossim

 (A) (O) Região hidrofílica Parede celular Membrana plasmática Carboidratos Região gi aa a s di e mm e : ad sino Região —— = hidrofílica NM a a Citoplasma Proteína Proteína (B) integral periférica Exterior da célula Proteína ancorada em glicosilfosfatidilinositol (GPI) Manose 1 Inositol Bicamada lipídica Ácido pal Geranilgeranil (Co) Ir AS mítico (C,6) Ceramida - ZE HEI Ácido mirístico (C,q) WI Farnesil (C,5) Ei c = o0 Ligação —.] amida HN cm à 8 Proteínas ancoradas em ácidos graxos Citoplasma Proteínas ancoradas em prenil lipídeos Fosfatidilcolina hidrofóbica VA N + H nc | é H (Ca Hi EA Ho H Su Acelr ho (0) e Ca N BA c—O N Asc pe a RN H Vecal H c H 2H —— Glicerol Ho PH HH HZN HZ MH SH à su Had Na > HH E 1208 Ny Ho /H | H [5164 NH pu SA HH ao o lote o] Es Hi da Ho /H “E = cCH HC H É PH ai Ea [ide HH Fosfatidilcolina Colina (o) Oo—Pp = = 0 Galactose Í Í HC — CH, io É — CH, (o) (o) = O €C = -— 0 C = = 0 H > CH, CH, / / / / / Monogalactosil-diacilglicerol

4 Figura 1.7 (A) A membrana plasmática, o retículo endoplasmático e outras endomembranas das células vegetais consistem em proteínas embebidas em uma bicamada fosfolipídica, enquanto as membranas dos plastídios apresentam uma bicamada galactolipídica. (B) Várias proteínas ancoradas de membrana, ligadas à membrana por ácidos graxos, GPl e grupos prenil, aumentam a assimetria das membranas. (C) Estruturas químicas de fosfolipídeos típicos: fosfatidilcolina e monogalactosildiacilglicerol. (B, de Buchanan et al., 2000.) bióticos. Como descrito mais adiante neste capítulo, há alguma troca de lipídeos entre essas organelas e o restante da célula (ver também Capítulo 12). As cadeias de ácidos graxos dos fosfolipídeos e glicosilglicerídeos são variáveis no comprimento, mas em geral consistem em 16 a 24 carbonos. Se os carbonos estão conectados por ligações simples, a cadeia de ácido graxo é dita saturada (com átomos de hidrogênio), mas, se a cadeia inclui uma ou mais ligações duplas, o ácido graxo é insaturado. As ligações duplas em uma cadeia de ácido graxo criam uma dobra na cadeia que impede o arranjo compactado dos fosfolipídeos na bicamada (i.e., as ligações adquirem uma configuração cis dobrada, ao contrário de uma configuração trans não dobrada). As dobras promovem a fluidez da membrana, que é crítica para muitas das suas funções. A fluidez é também fortemente influenciada pela temperatura. Uma vez que os vegetais não podem regular a temperatura de seus corpos, eles enfrentam, com frequência, o problema de manter a fluidez da membrana sob baixas temperaturas, que tendem a aumentar a compactação da membrana. Assim, para manter a fluidez da membrana em temperaturas baixas, os vegetais podem produzir uma porcentagem mais alta de ácidos graxos insaturados, como o ácido oleico (uma ligação dupla), o ácido linoleico (duas ligações duplas) e o ácido linolênico (três ligações duplas) (ver também Capítulo 12). Outro componente lipídico de células vegetais é a família dos esteróis. Embora os alimentos derivados de plantas sejam muitas vezes rotulados como “sem colesterol”, os vegetais têm colesterol, mas em quantidades tão pequenas que permitem esse tipo de rotulagem de alimentos (os animais têm, pelo menos, 5 g de colesterol/kg de lipídeos totais, enquanto as plantas apresentam até 50 mg de colesterol/kg de lipídeos totais). As plantas possuem cerca de 250 outros esteróis e derivados de esteróis (geralmente esterol ésteres),

sendo os mais comuns os P-sitosteróis. Os esteróis contribuem para a formação e a montagem de membranas e cutículas cerosas na superfície de plantas. Na verdade, a maior parte do colesterol em plantas está nas superfícies de vários órgãos (p. ex. legumes e folhas). Algumas famílias de esteróis, tais como os brassinosteroides, também servem como hormônios, como o fazem em animais (p. ex., estrogênios e testosterona). PROTEÍNAS As proteínas associadas à bicamada lipídica são de três tipos principais: integrais, periféricas e ancoCapítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 13 radas. As proteínas e os lipídeos podem se combinar em agrupamentos temporários na membrana, denominados plataformas lipídicas. As proteínas integrais estão embebidas na bicamada lipídica (ver Figura 1.7A). A maioria das proteínas integrais atravessa completamente a bicamada lipídica. Desse modo, uma parte da proteína interage com o meio extracelular, outra com o centro hidrofóbico e uma terceira parte interage com o interior da célula, o citosol. Aquelas que atuam como canais iônicos (ver Capítulo 6) são sempre proteínas integrais de membrana, assim como certos receptores que participam nas rotas de transdução de sinal (ver Capítulo 15). Algumas proteínas do tipo receptor, na superfície externa da membrana plasmática, reconhecem e ligam-se firmemente aos constituintes da parede celular, estabelecendo uma ligação cruzada entre a membrana e a parede. As proteínas periféricas estão ligadas à superfície da membrana (ver Figura 1.7A) por ligações não covalentes, como ligações iônicas ou ligações de hidrogênio. Essas proteínas podem ser dissociadas da membrana com soluções de alta salinidade ou agentes caotrópicos, que rompem ligações iônicas e de hidrogênio, respectivamente. As proteínas periféricas exercem várias funções na célula. Por exemplo, algumas estão envolvidas nas interações entre as membranas e os principais elementos do citoesqueleto, os microtúbulos e os microfilamentos de actina (ver Figura 1.6 e seção O citoesqueleto vegetal mais adiante). As proteínas ancoradas estão covalentemente ligadas à superfície da membrana por meio das moléculas de lipídeos. Esses lipídeos incluem os ácidos graxos (ácidos mirístico e palmítico), grupos prenil derivados da rota dos isoprenoides (grupos farnesil e geranilgeranil) e o glicosilfosfatidilinositol (proteínas ancoradas em GPI) (ver Figura 1.7B). Essas âncoras de lipídeos tornam as duas faces da membrana ainda mais diferentes, com o ácido graxo e as âncoras prenil ocorrendo na face da bicamada

voltada para o citosol, e as ligações GPI ocorrendo na face voltada para o exterior da célula. O sistema de endomembranas O sistema de endomembranas das células eucarióticas é o conjunto de membranas internas relacionadas. Esse sistema divide a célula em compartimentos funcionais e estruturais e distribui membranas e proteínas através do tráfego vesicular entre as organelas. A discussão sobre o sistema de endomembranas inicia-se com o núcleo, onde a informação genética da biossíntese de organelas está armazenada. Isso será seguido por uma descrição das organelas de endomembranas de divisão ou fusão independente das organelas semiautônomas. O núcleo contém a maior parte do material genético O núcleo é a organela que contém a informação genética responsável pela regulação do metabolismo, do crescimento e da diferenciação da célula. Coletivamente, os

14. Capítulo 1 «e Arquitetura da Célula e do Vegetal genes e suas sequências interpostas são referidos como genoma nuclear. O tamanho do genoma nuclear nos vegetais é altamente variável, podendo ser de aproximadamente 1,2 x 10º pares de bases em Arabidopsis thaliana, espécie parente da mostarda, até 1 x 10" pares de bases no lírio Fritillaria assyriaca. O restante da informação genética das células está contido nas duas organelas semiautônomas — o plastídio e a mitocôndria — as quais serão discutidas mais adiante neste capítulo. O núcleo é limitado por uma dupla membrana denominada envoltório nuclear (Figura 1.8A), que é um subdomínio do retículo endoplasmático (RE, ver a seguir). Os (A) Envoltório nuclear Nucléolo Cromatina (B) Figura 1.8 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de uma célula vegetal, mostrando o nucléolo e o envoltório nuclear. (B) Organização de complexos do poro nuclear (CPNs) na superfície do núcleo de células de tabaco cultivadas. Os CPNs que estão em contato entre si estão corados de marrom; os demais estão corados de azul. O primeiro destaque (superior à direita) ilustra que a maioria dos CPNs está intimamente associada, formando fileiras de 5 a 30 complexos. O segundo destaque (inferior à direita) mostra a íntima associação dos CPNS. (A cortesia de R. Evert; B de Fiserova et al., 2009.) poros nucleares formam canais seletivos entre as duas membranas, conectando o nucleoplasma (a região dentro do núcleo) com o citoplasma (Figura 1.8B). Pode haver pouquíssimos a muitos milhares de poros nucleares em cada envoltório nuclear, e podem ser dispostos em agregados de ordem superior. O “poro” nuclear é, na verdade, uma estrutura elaborada composta de mais de 100 nucleoporinas diferentes em arranjo octogonal, formando o complexo do poro nuclear (CPN) de 105 nm. As nucleoporinas revestem o canal de 40 nm do CPN, formando uma malha que atua como filtro supramolecular. Várias proteínas necessárias para a importação e a exportação nuclear foram identificadas (ver Tópico 1.4 na internet). Uma sequência específica de aminoácidos chamada de sinal de localização nuclear é necessária para que uma proteína entre no núcleo (ver Tópico 1.5 na internet). O núcleo é o local de armazenamento e replicação dos cromossomos, estruturas constituídas de DNA e suas proteínas associadas (Figura 1.9). Coletivamente, esse complexo DNA-proteínas é conhecido como cromatina. Em geral, o comprimento linear da totalidade do DNA

em qualquer genoma da planta é milhões de vezes maior do que o diâmetro do núcleo em que se encontra. Para solucionar o problema de compactação do DNA cromossômico no núcleo, segmentos da dupla-hélice de DNA enrolam-se duas vezes em torno de um cilindro sólido de oito moléculas de proteínas histonas, formando um nucleossomo. Os nucleossomos são organizados como um "colar de contas" ao longo de cada cromossomo. Quando o núcleo não está em divisão, os cromossomos mantêm sua independência espacial. Embora tenham movimento circular dentro do núcleo, eles não ficam "emaranhados" e permanecem individualizados (Figura 1.10). Durante a mitose, a cromatina condensa-se inicialmente por um forte espiralamento em uma fibra de cromatina de 30 nm, com seis nucleossomos por volta, seguida por processos adicionais de dobramento e compactação, que dependem de interações entre as proteínas e os ácidos nucleicos (ver Figura 1.9). Na interfase, dois tipos de cromatina podem ser distinguidos, com base no grau de condensação: a heterocromatina e a eucromatina. A heterocromatina é uma forma de cromatina altamente compactada e transcricionalmente inativa, compreendendo quase 10% do DNA. A maior parte da heterocromatina está concentrada ao longo da periferia da membrana nuclear e associada a regiões do cromossomo que contêm poucos genes, como os telômeros e os centrômeros. O restante do DNA consiste em eucromatina, uma forma descondensada e transcricionalmente ativa. Somente cerca de 10% da eucromatina é transcricionalmente ativa em determinado momento. O restante permanece em um estado intermediário de condensação, entre a eucromatina transcricionalmente ativa e a heterocromatina. Os cromossomos localizam-se em regiões específicas do nucleoplasma, cada um em seu espaço, indicando a possibilidade da regulação separada de cada cromossomo.

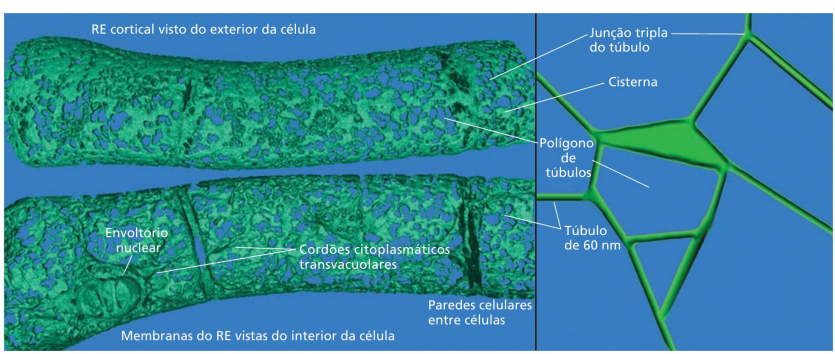
/PIGIGAXK | DNA dupla-hélice E B Ne DNA espaçador Ed a 2 30 nm (ira ANA aa ai MPE Sais (4 (14) WMM (4D) [4 Eno (O WMA (TAM) VA. AM) Nucleossomo Fibra de cromatina de 30 nm IY J 300 nm e) Y Domínios em alça 700 nm Cromatina condensada “o —— Cromátides q “SEfRES) 1.400 nm Cromossomo metafásico duplicado, altamente condensado, de uma célula em divisão Figura 1.9 Compactação do DNA em um cromossomo metafásico. O DNA é inicialmente compactado em nucleossomos e, após, enrola-se helicoidalmente para formar a fibra de cromatina de 30 nm. Torções adicionais levam ao cromossomo metafásico condensado. (De Alberts et al., 2002.) Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 15 (A) (B) Figura 1.10 Como uso de sondas fluorescentes para os cromossomos 1 e 2 da gramínea-modelo Brachypodium distachyon, estes dois cromossomos podem ser visualizados em células em interfase (não divisão) com uma técnica denominada pintura de cromossomos. (A) Ambas as cópias homólogas do cromossomo 1 (azul claro) podem ser vistas em um lado do núcleo, enquanto ambas as cópias do cromossomo 2 (rosa) estão do outro lado do núcleo. (B) Um núcleo em um ponto diferente da interfase. Embora os cromossomos homólogos não estejam mais juntos, eles ainda ocupam regiões únicas e separadas do núcleo. (De Idziak et al., 2011.) Durante o ciclo celular, a cromatina passa por mudanças estruturais dinâmicas. Além das mudanças locais temporárias necessárias para a transcrição, as regiões heterocromáticas podem ser convertidas em regiões eucromáticas, e vice-versa, pela adição ou remoção de grupos funcionais nas proteínas histonas (ver Capítulo 2). Essas mudanças no genoma podem dar origem a mudanças estáveis na expressão gênica. Em geral, essas mudanças que ocorrem sem alteração na sequência do DNA são denominadas regulação epigenética. O núcleo contém uma região densamente granular denominada nucléolo, que é o local da síntese de ribossomos. As células típicas apresentam um nucléolo por núcleo; algumas células apresentam mais. O nucléolo inclui porções de um ou mais cromossomos onde os genes do RNA ribossômico (rRNA) estão agrupados, formando uma região denominada região organizadora de nucléolo (RON). Apesar de os cromossomos permanecerem predominantemente separados dentro do núcleo, partes de vários cromossomos podem ser reunidas para ajudar a formar o nucléolo. O nucléolo executa a montagem das proteínas e

do RNA do ribossomo em uma subunidade grande e uma pequena, sendo que cada uma sai do núcleo separadamente, pelos poros nucleares. As duas subunidades unem-se no citoplasma para formar o ribossomo completo (Figura 1.11A). Os ribossomos montados são os sítios da síntese proteica. Aqueles produzidos pelo núcleo para a síntese de proteínas citoplasmáticas "eucarióticas", os ribossomos 808, são maiores do que os ribossomos 705. Estes são montados e mantidos no interior das mitocôndrias e dos cloroplastos para seus programas "procarióticos" de síntese proteica.

16 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal (B) DNA 48) Núcleo VIYKY Poro nuclear Transcrição E r E Envoltório Intron Exon » a PAYAVAVAVAVAVÁ | Processamento Quepe Hamas Poli-A RNA transcrito Citoplasma Aminoácidos So º dá e o : mRNA 3 SO Tm niiáidádes ribossômicas Quepe Poli-A 5” Ribossomo — — 3 SequênciaTradução -sinal Síntese de proteínas nos ribossomos livres O no citoplasma E E p Síntese de proteínas nos ribossomos ligados ao retículo endoplasmático; o polipeptídeo entra no lume do retículo Quepe 5! Polipeptídios livres no citoplasma (A) Cadeia EN “ polipeptídica Ribossomo Figura 1.11 (A) Os aminoácidos são polimerizados no ribossomo, com o auxílio do tRNA, para formar a cadeia polipeptídica nascente. (B) Etapas básicas da expressão gênica, incluindo a transcrição, o processamento, a exportação dos RNAs para o citoplasma e a tradução. (1-2) As proteínas podem ser sintetizadas nos ribossomos livres ou nos ribossomos ligados à membrana do retículo. (3) As proteínas destinadas à secreção são sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso e contêm uma seguência-sinal hidrofóbica. Uma partícula de reconhecimento de sinal (PRS) liga o peptídeo sinal ao ribossomo, interrompendo a tradução. (4) Receptores de PRS associam-se a canais proteicos chamados de translocons. O complexo ribossomo-PRS liga-se ao receptor de PRS na membrana do RE e ancora-se no translocon. (5) O poro do translocon abre, a partícula de PRS é liberada e o polipeptideo nascente entra no lume do RE. (6) Reinicia a tradução. Entrando no lume, a seguência-sinal é clivada por uma peptidase-sinal na membrana. (7-8) Após a adição de carboidrato e o dobramento da cadeia, o novo polipeptídeo sintetizado é transportado ao complexo de Golgi através de vesículas. Processamento e glicosilação no complexo de Golgi; separação e secreção de proteínas (8) Polipeptídeo Vesícula de transporte Receptor Translocon de PRS Peptidase“sinal + Sequência-sinal clivada > = Retículo endoplasmático By . rugoso Cadeia lateral de carboidrato

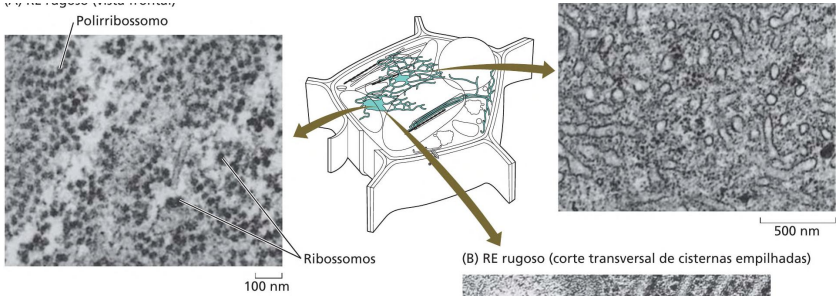
A expressão gênica envolve a transcrição e a tradução O núcleo é o local de leitura, ou transcrição, do DNA da célula. Parte do DNA é transcrita como RNA mensageiro (mRNA), que codifica proteínas. Os ribossomos leem o mRNA em uma direção, a partir da extremidade 5” para a 3' (ver Figura 1.114). Outras regiões do DNA são transcritas em RNA de transferência (IRNA) e rRNA para serem utilizadas na tradução. O RNA move-se através dos poros nucleares para o citoplasma (Figura 1.11B), onde os polirribossomos (grupos de ribossomos traduzindo uma única fita de RNA) “livres” no citoplasma (não estão ligados a membranas) traduzem o RNA em proteínas destinadas ao citoplasma e às organelas que recebem proteínas independentemente da rota de endomembranas. As proteínas do sistema de endomembranas e que serão secretadas são produzidas em polirribossomos ligados ao RE durante o processo de tradução ou cotradução. O mecanismo de inserção cotraducional de proteínas no RE é complexo, envolvendo os ribossomos, o mRNA que codifica a proteína de secreção e um poro proteico especial para translocação, o translocon, na membrana do RE, tal como descrito a seguir. As proteínas sintetizadas nos ribossomos citosólicos que são direcionadas para organelas após a tradução possuem uma inserção pós-traducional. O processo de tradução nos polirribossomos citosólicos ou ligados à membrana do RE produz a sequência primária da proteína, que inclui, além da sequência envolvida na função proteica, a infor(A) RE cortical visto do exterior da célula Envoltório nuclear Cordões citoplasmáticos / transvacuolares Paredes celulares entre células Membranas do RE vistas do interior da célula Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 17 mação requerida para “enviar” (marcar) a proteína para diferentes destinos na célula (ver Tópico 1.5 na internet). O retículo endoplasmático é uma rede de endomembranas O RE é composto de uma extensa rede de túbulos que é contínua com o envoltório nuclear (Figura 1.12). Os túbulos unem-se formando uma rede de polígonos e sáculos achatados, denominados cisternas (ver Figura 1.12 e Figura 1.13). Os túbulos espalham-se por toda a célula, formando associações muito estreitas com outras organelas (Figura 1.14). A rede do RE pode, portanto, ser uma rede de comunicação entre organelas de uma célula, ao mesmo tempo em que serve como um sistema de síntese e de distribuição de proteínas ou de lipídeos. O RE que se encontra logo abaixo, e provavelmente está ligado à

membrana plasmática, consiste na camada mais externa do citoplasma chamada de córtex celular ou RE cortical (ver Figura 1.14). Em células expandidas ou alongadas, o RE cortical forma uma rede poligonal de túbulos (ver Figura 1.12), atravessada por feixes tubulares dinâmicos. Os túbulos individuais e os feixes tubulares também podem se separar do córtex, tornando-se o RE interno na camada mais interna do citoplasma, e podem atravessar a célula via cordões transvacuolares — filamentos de citoplasma que se estendem através do vacúolo central (ver Figuras 1.6 e 1.14), envolvidos pela membrana vacuolar. Em células não expandidas, meristemáticas, o RE é predomi(B) Junção tripla ————————— o. túbulo BIN EAN o [2] túbulos > can. de 60 nm Figura 1.12 Reconstrução tridimensional do RE em células de cultura em suspensão de tabaco. (A) Quando as células são observadas do exterior em direção ao interior (superior), a rede cortical do RE é claramente constituída de domínios de cisternas e domínios de túbulos poligonais. Observando as células do interior para o exterior (inferior), cordões transvacuolares contendo túbulos do RE, bem como o envoltório nuclear, um subdomínio do RE, podem ser visualizados. Os núcleos apresentam canais e invaginações do envoltório nuclear. (B) Diagrama de túbulos e cisternas arranjados em uma rede de polígonos típicos do RE cortical. (Cedida por L. R. Griffing.)


RE cortical visto do exterior da célula
Junção tripla do túbulo
Cisterna
Polígono de túbulos
Envoltório nuclear
Cordões citoplasmáticos transvacuolares
Túbulo de 60 nm
Paredes celulares entre células
Membranas do RE vistas do interior da célula

18 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal (A) RE rugoso (vista frontal) Polirribossomo | | 100 nm Figura 1.13 Retículo endoplasmático. (A) O RE rugoso da alga Bulbochaete pode ser observado em vista frontal nesta micrografia. Os polirribossomos (muitos ribossomos ligados ao mesmo RNA mensageiro) do RE são bem visíveis. B) Cortes transversais de pilhas de RE rugoso regularmente organizadas (seta branca) nos tricomas glandulares de Coleus blumei. A membrana plasmática está indicada por uma seta preta, e o material externo à membrana plasmática é a parede celular. (C) RE liso frequentemente forma uma rede tubular, conforme ilustrado nesta micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de uma pétala jovem de Primula kewensis. (Micrografias de Gunning e Steer, 1996.) nantemente formado de cisternas. À medida que a célula se desenvolve e se expande, formas tubulares e cisternas convertem-se umas nas outras rapidamente. A transição pode ser controlada por uma classe de proteínas denominadas reticulons, que formam túbulos a partir das dobras de membrana. O citoesqueleto actina-miosina, que será discutido mais adiante no capítulo, também está envolvido nessa transição, pois participa no rearranjo dos túbulos, na formação das cisternas e no fluxo de proteínas por essa rede, em células em expansão, que não estão em divisão. A região do RE que apresenta muitos ribossomos ligados à sua membrana é denominada RE rugoso (RER), pois os ribossomos conferem um aspecto granuloso ao RE quando visto em micrografias eletrônicas (ver Figura 1.134 e B). O RE sem associação de ribossomos é denominado RE liso (REL) (ver Figura 1.13C). A maior parte do RE tem a capacidade de se ligar aos ribossomos, visto que quase toda a extensão do RE contém translocons. A distinção entre RE liso e rugoso algumas vezes é relacionada com mudanças na forma do RE, com o RER contendo cisternas e o REL sendo tubular. Essa distinção clássica aplica-se melhor a certos tipos celulares, como glândulas florais que produzem néctar (ver seção Tipos de células vegetais e Figura 1.33), as quais contêm mais REL, enquanto secretam lipídeos; se secretam proteínas, elas contêm mais cisternas de RER. (C) RE liso (túbulos em corte transversal) O REé a principal fonte de fosfolipídeos de membrana e fornece proteínas de membrana e cargas proteicas para outros compartimentos na rota de endomembranas: envoltório nuclear, complexo de Golgi, vacúolos,

membrana plasmática e sistema endossômico. Ele ainda transporta algumas proteínas para o cloroplasto. A maior parte desse transporte ocorre por vesículas especializadas que se movem entre as organelas de endomembranas. Entretanto, regiões especializadas do RE podem aparentemente trocar lipídeos e outras moléculas com organelas "parceiras", como a membrana plasmática, os cloroplastos e as mitocôndrias, quando estão em associação (ver Figura 1.14), sem envolvimento de vesículas transportadoras. Há uma assimetria intrínseca nas bicamadas da membrana, pois a enzima que inicia a síntese de fosfolipídeos no RE adiciona novos precursores de fosfolipídeos exclusivamente na face citosólica da bicamada (i.e., o lado da membrana em contato com o citosol). As enzimas envolvidas na síntese dos grupos da cabeça dos fosfolipídeos (serina, colina, glicerol ou inositol) também estão na face citosólica. Isso causa uma assimetria lipídica intrínseca nas membranas das endomembranas, com a face citosólica das organelas diferindo em composição da face voltada para o lume (interna) das organelas. A face voltada para o lume finalmente torna-se a face da membrana voltada para o exterior da célula na membrana plasmática. As modificações assimétricas dos grupos da cabeça dos lipídeos e a

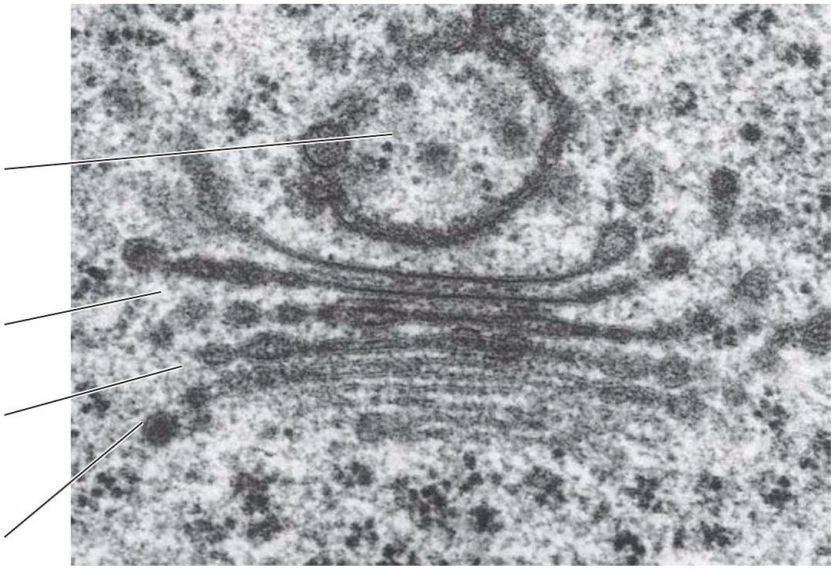


Cordões transvacuolares RE-plasmodesmos (desmotúbulo) Tr AS: & Parede celular sc) Membrana é plasmática RE-Golgi (ERESs) Figura 1.14 Associações do RE com organelas. O RE cortical está ligado à membrana plasmática e aos plasmodesmos. Feixes de RE mais internos se movem ao longo do córtex e pelos canais transvacuolares. O RE é contínuo com o envoltório nuclear, mas há restrições que permitem o compartilhamento de apenas certas proteínas. Ele se associa à mitocôndria durante a divisão mitocondrial, usando um conjunto de proteínas que fazem parte da estrutura RE-mitocôndria (ERMES). A mitocôndria também está presa à membrana plasmática por um complexo que envolve o RE. Os túbulos do RE também circundam o cloroplasto. O peroxissomo e os oleossomos estão intimamente associados ao RE durante sua formação (ver filme, Tópico 1.9 na internet). O complexo de Golgi está associado com o RE nos sítios especializados de saída do RE (ERESs) (ver filme, Tópico 1.7 na internet). modificação pós-traducional das proteínas por adição covalente de lipídeos e carboidratos aumentam a assimetria das membranas (ver Figura 1.7). A assimetria da membrana pode ser neutralizada por enzimas denominadas flipases, as quais movem os fosfolipídeos recém-sintetizados através da bicamada para a face interna. O RE, os plastídios e as mitocôndrias são capazes de adicionar novas membranas diretamente pela síntese de lipídeos e proteínas. Entretanto, para organelas a jusante do RE, incluindo o complexo de Golgi, o vacúolo, os oleossomos, os peroxissomos e a membrana plasmática, a adição de novas membranas ocorre principalmente pelo processo de fusão de túbulos de transporte ou vesículas com essas membranas. Como as membranas são fluidas, novos constituintes de membrana podem ser transferidos para uma membrana já existente, mesmo se a nova membrana for subsequentemente separada da membrana original por fissão. Esses ciclos de fusão e fissão de membranas são a base para o crescimento e a divisão de todas as organelas derivadas direta ou indiretamente do RE. A fusão e a fissão seletivas de vesículas e túbulos que atuam como RE-oleossomo RE interno Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 19 RE-tonoplasto RE-cloroplasto Vacúolo Portões RE-envoltório nuclear (coextensivos) E — SN — RE-membrana plasmática E a RE cortical RE circundando o sítio de fissão da mitocôndria transportadores entre compartimentos do sistema de

endomembranas são obtidas com uma classe especial de proteínas de reconhecimento de alvo, denominadas SNARESs e Rabs (ver Tópico 1.6 na Internet). A secreção de proteínas pelas células inicia no retículo endoplasmático rugoso As proteínas destinadas à secreção são inseridas no RE durante o processo de tradução, um processo denominado inserção cotraducional. Todas as proteínas de secreção e a maioria das proteínas integrais de membrana da via secretora apresentam um peptídeo sinal, uma sequência "líder" hidrofóbica de 18 a 30 resíduos de aminoácidos na extremidade aminoterminal da cadeia (ver Figura 1.11). No início da tradução, uma partícula de reconhecimento de sinal (PRS), constituída de proteína e RNA, liga-se a essa sequência-líder hidrofóbica e ao ribossomo, interrompendo a tradução. A membrana do RER contém receptores de PRS, que podem se associar aos translocons, nos quais a proteína recém-sintetizada é inserida. Durante a inserção cotraducional no RE, o complexo mRNA-ribossomo-PRS no citosol liga-se ao receptor de PRS na membrana do RE, e o ribossomo acopla no translocon. Essa ligação abre o poro do translocon, liberando a partícula PRS e reiniciando a tradução, e o peptídeo em formação entra no lume do RE. Para proteínas de secreção, a sequência-sinal é clivada por uma peptidase-sinal na membrana do RE (ver Figura 1.11). Para proteínas integrais de membrana, algumas partes da cadeia polipeptídica são translocadas através da membrana, enquanto outras não. Proteínas integrais são ancoradas à membrana por um ou mais domínios hidrofóbicos que a atravessam. Muitas das proteínas encontradas no lume do sistema de endomembranas são glicoproteínas — proteínas com pe

20 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal quenas cadeias de açúcares covalentemente ligadas — destinadas à secreção da célula ou ao envio a outras endomembranas. Na maioria dos casos, uma cadeia ramificada de oligossacarídeos, formada de N-acetilglicosamina (GleNAc), manose (Man) e glicose (Glc), é ligada ao grupo amino livre de um ou mais resíduos específicos de asparagina da proteína de secreção no RE. Esse glicano N-ligado ("N" é a abreviação de asparagina) é inicialmente ligado a uma molécula de lipídeo, o dolicol-difosfato, o qual está embebido na membrana do RE (ver Capítulo 12). O açúcar glicano completo, contendo 14 resíduos, é então transferido ao polipeptídeo nascente assim que este entra no lume. Assim como nas células animais, essas glicoproteínas N-ligadas são, então, transportadas para o complexo de Golgi (discutido adiante) por meio de pequenas vesículas ou túbulos. Entretanto, no Golgi, os glicanos são posteriormente processados de modo específico para vegetais, causando problemas potenciais na produção de vacinas ou anticorpos em plantas para usos medicinais. As modificações específicas em plantas tornam as proteínas altamente antigênicas (reconhecidas como estranhas) aos sistemas imunológicos dos vertebrados. As glicoproteínas e os polissacarídeos destinados para secreção são processados no complexo de Golgi O complexo de Golgi (em vegetais, também denominado dictiossomo) é uma pilha polarizada de cisternas, com as cisternas mais espessas no lado cis ou face de formação, a qualrecebe túbulos ou vesículas do RE (Figuras 1.15 e 1.16). A face oposta, de maturação ou lado trans do corpo de Golgi, apresenta cisternas mais achatadas e finas e inclui uma rede tubular denominada rede trans do Golgi (TGN, de trans Golgi network). Pode haver até uma centena de corpos de Golgi formando a totalidade do complexo de Golgi em uma célula meristemática; outros tipos de células diferem em seu conteúdo de Golgi, mas normalmente apresentam de poucos a uma centena. Os corpos de Golgi podem se diRede trans do Golgi (TGN) Cisternas medianas Cisternas cis vidir por fissão e podem ser montados a partir do RE de modo cis para trans em células que não possuem um complexo de Golgi. Pelo controle do número de corpos de Golgi, as células vegetais podem regular sua capacidade de secreção durante o crescimento e a diferenciação. Cisternas diferentes em um único corpo de Golgi possuem diferentes enzimas e diversas funções

bioquímicas, dependendo do tipo de polímero que será processado — se polissacarídeos para a parede celular ou glicoproteínas para a parede celular ou o vacúolo. Por exemplo, à medida que as glicoproteínas N-ligadas passam das cisternas cis para trans do Golgi, elas são sucessivamente modificadas por conjuntos específicos de enzimas localizados em diferentes cisternas. Certos carboidratos, como manose, são removidos de cadeias de oligossacarídeos, e outros açúcares são adicionados. Além dessas modificações, a glicosilação dos grupos -OH dos resíduos de hidroxiprolina, serina, treonina e tirosina (oligossacarídeos O-ligados) também ocorre no Golgi. As enzimas envolvidas na biossíntese de polissacarídeos nos corpos de Golgi são substancialmente diferentes, mas ocorrem lado a lado com aquelas que realizam a modificação de glicoproteínas. As diferentes enzimas envolvidas na biossíntese de polissacarídeos são encontradas em partes distintas do corpo de Golgi, com polissacarídeos pécticos sendo montados na face cis, mediana e trans, enquanto os xiloglucanos são montados somente na face trans. O envio de membranas e de seus conteúdos para o corpo de Golgi, a partir do RE, ocorre em sítios de saída no retículo endoplasmático (ERESs, de endoplasmic reticulum exit sites) especializados. Esses sítios de saída no RE são determinados pela presença de uma proteína de revestimento denominada COPII (ver Figura 1.164). Essa proteína de superfície associa-se aos receptores transmembrana, os quais se ligam à carga específica destinada ao Golgi. Essas regiões da membrana brotam, então, formando vesículas ou túbulos revestidos, os quais perdem seu revestimento de COPII antes da fusão com as memFigura 1.15 Micrografia ao microscópio eletrônico de um complexo de Golgi de uma célula da coifa da raiz de tabaco (Nicotiana tabacum). As cisternas cis, mediana e trans estão indicadas. A rede trans do Golgi está associada às cisternas. (De Gunning e Steer, 1996.)

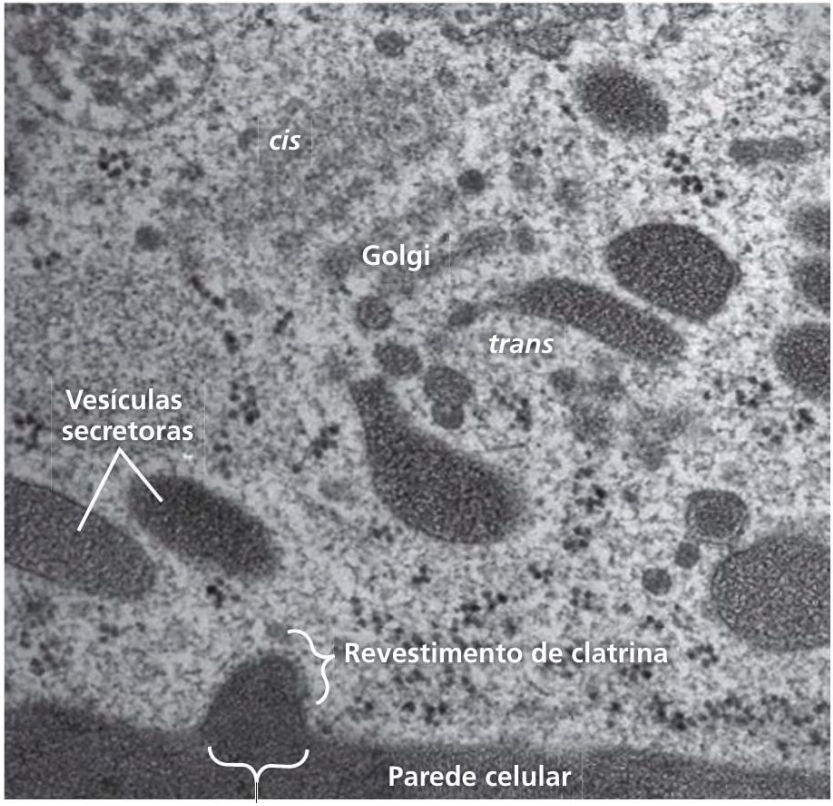

0,5 µm

(A) 1. As vesículas revestidas por COPII brotam do RE e são transportadas para a face cis do complexo de Golgi. 2. As cisternas progridem na pilha de Golgi no movimento anterógrado, levando suas cargas. 3. O movimento retrógrado das vesículas revestidas por COPI mantém a distribuição correta de enzimas nas cisternas cis, mediana e trans da pilha. 4. As vesículas não revestidas brotam da cisterna trans do Golgi e fusionam-se com a membrana plasmática. 5. Vesículas endocíticas revestidas por clatrina fusionam-se com o compartimento pré-vacuolar. 6. Vesículas não revestidas brotam do compartimento pré-vacuolar e levam sua carga para um vacúolo lítico. 7. Proteínas destinadas aos vacúolos líticos são secretadas da face trans do Golgi para o compartimento pré-vacuolar via vesículas revestidas por clatrina e são, então, reencapsuladas e enviadas para o vacúolo lítico. 8. Vesículas revestidas por clatrina, da via endocítica, podem também perder o revestimento e sofrer reciclagem via reciclagem de endossomos primários. As vesículas produzidas por esse processo de reciclagem podem fusionar-se diretamente com a membrana plasmática ou com a face trans do Golgi. (B) Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal Membrana plasmática mediana do Golgi €) Ss COPI cin pré-vacuolar oO y Subunidades de COPII La Na?) Vacúolo lítico Retículo endoplasmático rugoso ES 21 Figura 1.16 O movimento vesicular nas rotas secretora e endocítica. (A) Diagrama do tráfego vesicular mediado por três tipos de proteínas de revestimento. COPII é indicada em verde, COPI em azul e clatrina em vermelho. (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de vesículas revestidas por clatrina isoladas de folhas do feijoeiro. (B cedida por D. G. Robinson.) branas-alvo da rede Golgi cis. Usando marcadores fluorescentes para ERESs e Golgi, foi possível demonstrar que os ERESs se movem em consonância com o complexo de Golgi, à medida que este se desloca pela célula (ver filme no Tópico 1.7 na internet). O movimento pelo sistema de endomembranas — do RE para o Golgi, no Golgi da face cis para trans, seguido pelo transporte para a membrana plasmática ou para estruturas pré-vacuolares através de vesículas — é denominado movimento anterógrado (para frente). Esse movimento pelo Golgi ocorre pela maturação de cisterna, em que a cisterna cis matura em cisterna trans. A cisterna trans, então, desprende-se da pilha de cisternas e forma a rede trans do Golgi, onde as vesículas de

secreção são produzidas (ver Figura 1.164). As cisternas trans desprendidas às vezes estão preenchidas de conteúdo de secreção, mas não

 são arredondadas. A rede trans do Golgi interage com a membrana reciclada vinda da membrana plasmática. Essa reciclagem de vesículas membranosas — da membrana plasmática para o Golgi, da face trans para a face cis do Golgi e do Golgi para o RE — é denominada movimento retrógrado (para trás). Sem o movimento retrógrado, o complexo de Golgi logo sofreria diminuição de membranas devido à perda pelo movimento anterógrado. As vesículas revestidas de COPI estão envolvidas no movimento retrógrado no Golgi e no movimento do Golgi para o RE. O movimento retrógrado de membranas a partir da membrana plasmática, discutido a seguir, utiliza um conjunto diferente de proteínas de revestimento. A membrana plasmática possui regiões especializadas envolvidas na reciclagem de membrana A internalização de membranas pelo movimento retrógrado de pequenas vesículas originadas da membrana plasmática é denominada endocitose. As pequenas vesículas (100 nm) são inicialmente revestidas por clatrina (ver Figura 1.16), mas rapidamente perdem o revestimento e fusionam-se com outros túbulos ou vesículas; as organelas dessa rota endocítica são denominadas endossomos. Quando as vesículas de secreção se fusionam com a membrana plasmática, a (A) . trans do Golgi Citoplasma Reciclagem de endossomo ou retículo parcialmente revestido a la secretora Clatrina O- O Remoção da N = S4 q membrana A Membrana plasmática Figura 1.17 . Depressões revestidas por clatrina associadas à secreção de mucilagem em coifa de raízes de milho. (A) Diagrama da reciclagem de membrana pelas vesículas revestidas por clatrina a partir de sítios recentes de secreção na membrana plasmática. (B) Sítio de secreção recente mostrando uma vesícula secretora que área da superfície da membrana necessariamente aumenta. A menos que a célula também expanda para acompanhar a área de superfície adicionada, é preciso algum método de reciclagem de membrana para manter a área de superfície da célula em consonância com seu tamanho. A importância da reciclagem de membrana pode ser mais bem ilustrada em células secretoras ativas, como células da coifa (Figura 1.17). Essas células secretam grande quantidade de mucopolissacarídeos (mucilagem), que lubrificam o ápice da raiz à medida que esta cresce no solo; essa mucilagem pode ser vista como

material eletrodenso no Golgi na Figura 1.17B. O aumento da área de superfície da membrana plasmática causado pela fusão desta com grandes vesículas contendo mucilagem poderia se tornar excessivo, se não houvesse o processo de endocitose, que constantemente recicla membrana plasmática de volta para uma organela denominada endossomo primário. O endossomo pode, então, ser direcionado de volta para a rede trans-Golgi para secreção ou para o compartimento pré-vacuolar para a degradação hidrolítica (ver Figura 1.164). O movimento dessas membranas em geral é guiado pelo citoesqueleto actina-miosina (descrito mais adiante neste capítulo), mas alguns endossomos também se deslocam sobre os microtúbulos do citoesqueleto. A endocitose e a reciclagem endocítica ocorrem em uma grande variedade de células vegetais. O controle da (B) Vesículas: secretoras Vesícula secretora recentemente fusionada descarregou seu conteúdo na parede celular e uma invaginação revestida por clatrina, a qual recicla a membrana a partir do sítio de secreção. Há 20 vezes mais depressões revestidas por clatrina nos sítios de secreção do que na membrana em geral. (B micrografia de H. H. Mollenhauer, cedida por L. R. Griffing.)


cis
Golgi
trans
Vesículas secretoras
Revestimento de clatrina
Parede celular

endocitose na membrana plasmática regula diferencialmente a abundância de canais iônicos (ver Capítulo 6), como o canal de potássio nas células-guarda (estômatos) e o transportador de boro nas raízes. Durante o gravitropismo, a internalização diferencial de transportadores para o hormônio do crescimento auxina causa uma mudança na concentração do hormônio ao longo da raiz, resultando na curvatura desse órgão (ver Capítulo 15). Os vacúolos apresentam diversas funções nas células vegetais O vacúolo vegetal foi originalmente definido por sua aparência ao microscópio — um compartimento envolvido por membrana, sem citoplasma. Em vez de citoplasma, o vacúolo contém a seiva vacuolar, composta de água e solutos. O aumento de volume de células vegetais durante o crescimento ocorre inicialmente pelo aumento da seiva vacuolar. Um grande vacúolo central ocupa aproximadamente 95% do volume celular total em muitas das células maduras; algumas vezes, há dois ou mais vacúolos centrais, como no caso de certas pétalas que apresentam vacúolos pigmentados e não pigmentados (ver Tópico 1.8 na internet). A possível variação no tamanho e na aparência dos vacúolos sugere a diversidade de forma e função do compartimento vacuolar. Algumas das variações são provavelmente decorrentes das diferenças no grau de maturação do vacúolo. As células meristemáticas, por exemplo, apresentam pequenos vacúolos ou um sistema altamente complexo de membranas vacuolares em vez de um vacúolo central. Provavelmente, à medida que a célula sofre maturação, alguns desses pequenos vacúolos fusionam-se ou remodelam-se para formar vacúolos maiores (ver Figura 1.35). A membrana do vacúolo, o tonoplasto, contém proteínas e lipídeos que são sintetizados inicialmente no RE. Além de sua função na expansão celular, o vacúolo também tem participação como compartimento de reserva de metabólitos secundários envolvidos na defesa vegetal contra herbívoros (ver Capítulo 23). Íons inorgânicos, açúcares, ácidos orgânicos e pigmentos são apenas alguns dos solutos que podem ser acumulados nos vacúolos, devido à presença de diversos transportadores específicos de membrana (ver Capítulo 6). Os vacúolos que armazenam proteínas, os chamados corpos proteicos, são abundantes em sementes. Assim como os lisossomos das células animais, os vacúolos também apresentam função na reciclagem de proteínas, como no caso dos

vacúolos líticos, que se acumulam nas folhas em senescência. Durante a morte celular programada associada à senescência (ver Capítulo 22), constituintes celulares são degradados por vacúolos líticos especializados, os autofagossomos. A distribuição de membranas para os vacúolos vegetais e para os lisossomos das células animais ocorre por mecanismos diferentes. Embora, em ambos os casos, a distribuição ao compartimento vacuolar ocorra no Golgi, os processos de reconhecimento utilizados na escolha de receptores e proteínas líticas são diferentes entre vacúolos e lisossomos. Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 23 Em células de mamíferos, muitas proteínas lisossômicas são reconhecidas por uma enzima do RE, que adiciona manose-6-fosfato a elas; essa modificação será posteriormente reconhecida por um receptor de seleção no Golgi, que separa as proteínas lisossômicas em vesículas destinadas a formar os lisossomos. Essa rota de separação aparentemente inexiste nos vegetais. Por outro lado, alguns dos vacúolos líticos dos vegetais são derivados diretamente do RE, desviando por completo do Golgi, por uma rota aparentemente ausente nos mamíferos. O envio de algumas vesículas derivadas do Golgi ao vacúolo é indireto. Assim como já descrito, há múltiplos compartimentos vacuolares na célula e nem todos são alvo das vesículas do Golgi. Aqueles vacúolos que recebem vesículas derivadas do Golgi o fazem por uma via intermediária, um compartimento pré-vacuolar, que também atua como uma organela de separação para as membranas endocitadas da superfície celular (ver Figura 1.164). Esse compartimento pré-vacuolar de separação inclui o corpo multivesicular, o qual, em alguns casos, é também um compartimento pós-vacuolar que atua na degradação de vacúolos e suas membranas. O corpo multivesicular é uma organela especializada de 0,3 a 0,5 mm de diâmetro, que apresenta uma membrana que limita vesículas internas de 50 nm. Essas vesículas absorvem proteínas ubiquitinadas pela rota ESCRT (complexos de distribuição endossômica requeridos para transporte, de endossomal sorting complexes required for transport). Essas proteínas incluem receptores de superfície endocitados, que, em seguida, são degradados seletivamente no sistema vacuolar. Organelas de divisão ou fusão independente derivadas do sistema de endomembranas Várias organelas são capazes de crescer, proliferar ou se fundir independentemente, mesmo que sejam derivadas do sistema de

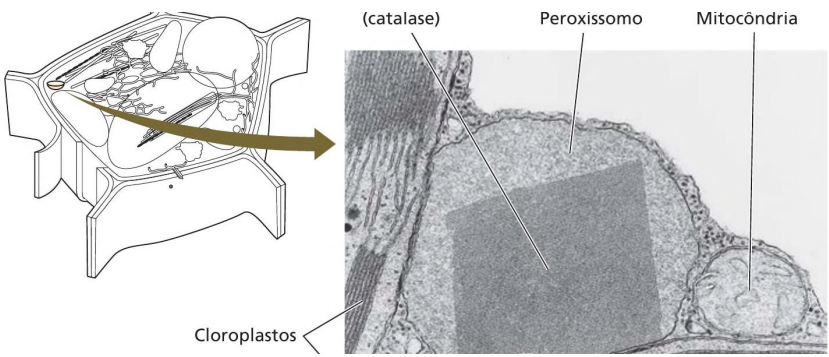
endomembranas. Essas organelas incluem os oleossomos, os peroxissomos e os glioxissomos. Os oleossomos são organelas que armazenam lipídeos Muitos vegetais sintetizam e armazenam grandes quantidades de óleo durante o desenvolvimento de sementes. Esses óleos acumulam-se em organelas denominadas oleossomos (também conhecidos como corpos lipídicos, gotas de óleo ou esferossomos) (Figura 1.18). Os oleossomos são únicos entre as organelas, pois são delimitados por “meia unidade de membrana”, isto é uma monocamada de fosfolipídeos derivada do RE. Os fosfolipídeos na meia unidade de membrana são orientados com os grupos da cabeça polar em direção à fase aquosa do citosol e suas caudas hidrofóbicas de ácidos graxos voltadas para o lume, dissolvidas nos lipídeos armazenados. Os oleossomos são inicialmente formados como regiões de diferenciação no RE. A natureza do produto arma

24 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 1 um Figura 1.18 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de um oleossomo próximo a um peroxissomo. (B) Diagrama mostrando a formação de oleossomos pela síntese e deposição de óleo na bicamada fosfolipídica do RE. Após o brotamento a partir do RE, o oleossomo é circundado por uma monocamada de fosfolipídeos contendo proteínas específicas de oleossomos, como a oleosina. (A de Huang, 1987; B de Buchanan et al., 2000.) zenado, os triglicerídeos (três ácidos graxos covalentemente ligados a um glicerol), indica que essa organela de reserva possui um lume hidrofóbico. Como consequência, à medida que é armazenado, o triglicerídeo parece ser inicialmente depositado na região hidrofóbica entre as faces externa e interna da membrana do RE (ver Figura 1.18B). Os triglicerídeos não possuem os grupos da cabeça polar dos fosfolipídeos de membrana; assim, eles não estão expostos ao citoplasma hidrofílico. Embora o processo de brotamento que origina o oleossomo não esteja completamente esclarecido, ao separar-se do RE, o oleossomo apresenta uma única face externa de fosfolipídeos, contendo proteínas especiais que recobrem a organela: oleosina, caleosina e esteroleosina. Essas proteínas são sintetizadas nos polissomos do RE e inseridas na região de formação do RE de maneira cotraducional. As proteínas consistem em uma região central, hidrofóbica do tipo grampo, a qual se insere no lume que contém óleo, e dois terminais hidrofílicos, que permanecem fora do oleossomo. O tamanho do oleossomo é regulado pela abundância dessas proteínas. Uma vez brotados do RE, os oleossomos podem aumentar de tamanho por fusão com pequenos oleossomos. Quando os oleossomos são decompostos durante a germinação da semente, eles se associam a outras organelas que contêm enzimas para a oxidação de lipídeos, os glioxissomos. Os microcorpos exercem papéis metabólicos especializados em folhas e sementes Os microcorpos são uma classe de organelas esféricas envoltas por uma única membrana e especializadas em uma de várias funções metabólicas. Os peroxissomos e os glioOleossomo Peroxissomo (B) Túbulo do RE Oleossomo Pi celas xissomos são microcorpos especializados na p-oxidação de ácidos graxos e no metabolismo do glioxilato, um aldeído ácido de dois carbonos (ver Capítulo 12). Os microcorpos não possuem DNA e estão intimamente relacionados a outras

organelas, com as quais trocam metabólitos intermediários. O glioxissomo está associado a mitocôndrias e oleossomos, enquanto o peroxissomo está associado a mitocôndrias e cloroplastos (Figura 1.19). No início, pensava-se que os peroxissomos e os glioxissomos eram organelas independentes, produzidas separadamente pelo RE. Entretanto, experimentos usando anticorpos específicos para cada tipo de organela têm dado suporte ao modelo no qual os peroxissomos se desenvolvem diretamente dos glioxissomos, pelo menos em cotilédones verdes. Em plântulas de pepino, por exemplo, as células cotiledonares não verdes contêm inicialmente glioxissomos; no entanto, após o esverdeamento, somente peroxissomos estão presentes. Em estágios intermediários, os microcorpos possuem proteínas de glioxissomos e peroxissomos, demonstrando que os glioxissomos são convertidos em peroxissomos durante o processo de esverdeamento. No peroxissomo, o glicolato, um produto de dois carbonos, oxidado na fotorrespiração em um cloroplasto adjacente, é oxidado a aldeído ácido glioxilato (ver Capítulo 8). Durante essa conversão, é produzido peróxido de hidrogênio, o qual pode facilmente oxidar e destruir outros compostos. Entretanto, a proteína mais abundante no peroxissomo é a catalase, uma enzima que converte o peróxido de hidrogênio em água, liberando oxigênio. Com frequência, a catalase é tão abundante nos peroxissomos que forma arranjos cristalinos de proteínas (ver Figura 1.19). A observação de que os glioxissomos se transformam em peroxissomos explica a aparência dos peroxissomos nos cotilédones em desenvolvimento. No entanto, não explica como os peroxissomos surgem em outros tecidos. Se fossem herdados durante a divisão celular, os peroxissomos

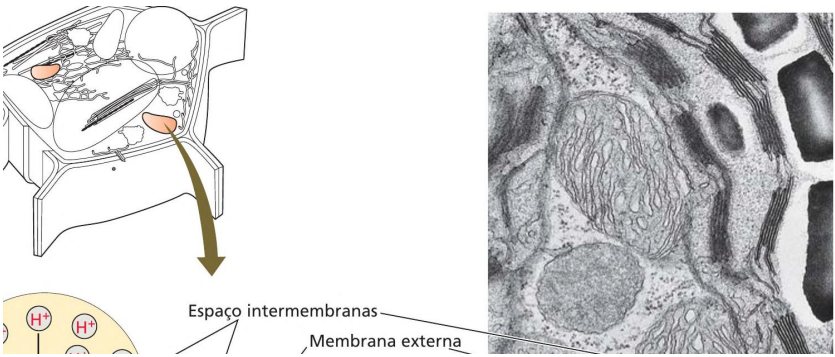
Figura 1.19 Cristal de catalase em um peroxissomo de folha madura de fumo. Observe a associação do peroxissomo com dois cloroplastos e uma mitocôndria, organelas que trocam metabólitos com os peroxissomos. (Micrografia de S. E. Frederick, cedida por E. H. Newcomb.) Cloroplastos poderiam crescer e se dividir separadamente a partir de outras organelas, utilizando proteínas similares àquelas envolvidas na divisão da mitocôndria. Na verdade, cerca de 20 proteínas, incluindo algumas envolvidas na divisão, são direcionadas tanto ao peroxissomo quanto à mitocôndria. Muitas proteínas dos peroxissomos entram diretamente do citosol após a tradução, por meio de um sinal de direcionamento específico, que consiste em serina-lisina-leucina no terminal carboxila das proteínas (ver Tópico 1.5 na internet). Outras proteínas peroxissômicas são produzidas no RE e se deslocam para os peroxissomos por uma rota que ainda precisa ser totalmente elucidada. Uma possibilidade é que a transferência de proteína poderia ocorrer como peroxissomos e suas extensões tubulares, denominadas peroxulos, diretamente associados ao RE sem que ocorresse fusão (ver imagens e filmes em Tópico 1.9 na internet). Embora possa se dividir de maneira independente, o peroxissomo ainda é dependente do RE para algumas de suas proteínas, e, desse modo, a organela pode ser considerada semiautônoma. No entanto, ao contrário das mitocôndrias e dos cloroplastos que serão descritos a seguir, os peroxissomos têm apenas uma única membrana externa e não contêm seu próprio DNA e ribossomos. Organelas semiautônomas de divisão independente Uma célula vegetal típica apresenta dois tipos de organelas produtoras de energia: as mitocôndrias e os cloroplastos. Ambos os tipos são separados do citosol por uma membrana dupla (uma membrana interna e outra externa) e contêm seu próprio DNA e ribossomos. As mitocôndrias são os sítios da respiração celular, processo no qual a energia liberada pelo metabolismo Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 25 Centro cristalino (catalase) Peroxissomo Mitocôndria do açúcar é usada para a síntese de trifosfato de adenosina (ATP, de adenosine triphosphate) a partir do difosfato de adenosina (ADE, de adenosine diphosphate) e do fosfato inorgânico (P, de inorganic phosphate) (ver Capítulo 12). As mitocôndrias são estruturas altamente dinâmicas, passíveis de sofrer tanto fissão quanto fusão. A fusão de mitocôndrias pode resultar em

estruturas tubulares longas passíveis de ramificação para formar redes mitocondriais. Independentemente da forma, todas as mitocôndrias apresentam uma membrana externa lisa e uma membrana interna altamente dobrada (Figura 1.20). A membrana interna contém uma ATP-sintase, que utiliza um gradiente de prótons para sintetizar ATP para a célula. O gradiente de prótons é gerado pela cooperação de transportadores de elétrons, a cadeia transportadora de elétrons, que está embebida na membrana interna e é periférica a ela (ver Capítulo 12). As dobras da membrana interna são denominadas cristas. O compartimento delimitado pela membrana interna, a matriz mitocondrial, contém as enzimas da rota do metabolismo intermediário, denominado ciclo do ácido cítrico. A matriz também apresenta uma região especial, o nucleoide, que contém o DNA mitocondrial. As mitocôndrias alteram-se durante a germinação da semente e o desenvolvimento vegetal. Na semente desidratada, elas iniciam como pró-mitocôndrias, que não possuem cristas. Em 6 horas de embebição (ver Capítulo 18), os genes da ATP-sintase são ativados e transcritos, e, em 12 horas, as mitocôndrias já possuem cristas. Os cloroplastos (Figura 1.21A) pertencem a outro grupo de organelas envolvidas por membrana dupla, denominadas plastídios. As membranas do cloroplasto são ricas em galactolipídeos (p. ex. monogalactosil glicerol; ver Figura 1.70). Além das membranas interna e externa,



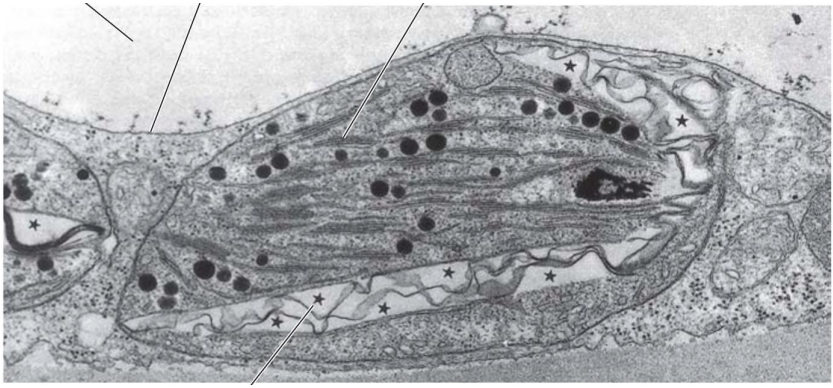
 (A) Espaço intermembranas Za interna Matriz Cristas Figura 1.20 (A) Diagrama de uma mitocôndria, incluindo a localização das H*-ATPases relacionadas à síntese de ATP na membrana interna. (B) Micrografia ao microscópio eletrônico da mitocôndria de uma célula da folha da grama-bermuda (Cynodon dactylon). (Micrografia de S. E. Frederick, cortesia de E. H. Newcomb.) os cloroplastos têm um terceiro sistema de membranas, os tilacoides. Uma pilha de tilacoides forma um granum (plural, grana) (Figura 1.21B). As proteínas e os pigmentos (clorofilas e carotenoides) que atuam nos eventos fotoquimicos da fotossíntese estão embebidos na membrana do tilacoide. Os grana adjacentes estão conectados por membranas não empilhadas, as lamelas do estroma. O compartimento fluido ao redor dos tilacoides, denominado estroma, é análogo à matriz da mitocôndria e contém a proteína mais abundante do planeta, a rubisco, a proteína envolvida na conversão do carbono do dióxido de carbono em ácidos orgânicos durante a fotossíntese (ver Capítulo 8). A subunidade maior da rubisco é codificada pelo genoma do cloroplasto, enquanto a subunidade menor é codificada pelo genoma nuclear. A expressão combinada de cada subunidade (e outras proteínas) por cada genoma é necessária para que o cloroplasto cresça e se divida. Os vários componentes do aparelho fotossintético estão localizados em áreas diferentes dos grana e das lamelas do estroma. As ATP-sintases do cloroplasto localizam-se nas membranas dos tilacoides (Figura 1.210). Durante a fotossíntese, as reações de transferência de elétrons Membrana externa (B) acionadas pela luz resultam em um gradiente de prótons através da membrana do tilacoide (Figura 1.21D) (ver Capítulo 7). Assim como na mitocôndria, o ATP é sintetizado quando o gradiente de prótons é dissipado pela ATP-sintase. Entretanto, no cloroplasto, o ATP não é exportado para o citosol, mas é usado em muitas reações no estroma, incluindo a fixação do carbono a partir do dióxido de carbono atmosférico, como descrito no Capítulo 8. Os plastídios que contêm concentrações altas de pigmentos carotenoides, em vez de clorofila, são denominados cromoplastos. Eles são responsáveis pelas cores amarela, laranja ou vermelha de muitos frutos e flores, assim como das folhas no outono (Figura 1.22; ver também Figura 21.35). Os plastídios sem pigmentos são os leucoplastos. Em tecidos secretores especializados, como os

nectários, os leucoplastos produzem monoterpenos (ver Figura 1.33), moléculas voláteis (em óleos essenciais) que, com frequência, apresentam forte odor. O tipo mais importante de leucoplasto é o amiloplasto, um plastídio de reserva de amido. Os amiloplastos são abundantes nos tecidos de partes aéreas, de raízes e em sementes. Os amiloplastos especializados da coifa atuam como sensores de gravidade, promovendo o crescimento da raiz em direção ao solo (ver Capítulo 18).



(A) Membranas externa e interna Lamelas do estroma (B) Tilacoide Granum Estroma Lamelas do estroma * Figura 1.21 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de um cloroplasto de uma folha da grama-de-timothy (Phleum pratense). (B) A mesma preparação em aumento maior. (C) Visão tridimensional de pilhas de grana e lamelas do estroma, apresentando a complexidade da organização. (D) Diagrama de um cloroplasto, mostrando a localização das H*-ATPases na membrana dos tilacoides. (Micrografias de W. P. Wergin, cortesia de E. H. Newcomb.) Pró-plastídios desenvolvem-se em plastídios especializados em diferentes tecidos vegetais As células meristemáticas contêm pró-plastídios, que não possuem clorofila, apresentam pouca ou nenhuma membrana interna e um conjunto incompleto de enzimas necessárias para realizar a fotossíntese (Figura 1.234). Nas angiospermas e em algumas gimnospermas, o desenvolvimento do cloroplasto a partir do pró-plastídio é desencadeado pela luz. Em presença de luz, as enzimas são formadas no pró-plastídio ou importadas do citosol; os pigmentos para a absorção da luz são produzidos, e as membranas proliferam rapidamente, originando as lamelas do estroma e as pilhas de grana (Figura 1.23B). As sementes normalmente germinam no solo em ausência de luz, e seus pró-plastídios desenvolvem-se em cloroplastos somente quando a parte aérea jovem é exposta à luminosidade. Por outro lado, se as plântulas são mantidas no escuro, os pró-plastídios diferenciam-se em Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal 27 2 um Membrana externa Membrana interna Tilacoides Estroma Granum (pilha de Membrana tilacoides) do tilacoide Lume do tilacoide (D) Má Estroma etioplastos, os quais contêm arranjos semicristalinos tubulares de membranas, conhecidos como corpos pró-lamelares (Figura 1.23C). Em vez de clorofila, os etioplastos contêm um pigmento precursor, de cor verde-amarelada, a protoclorofilida. Minutos após a exposição à luz, um etioplasto diferencia-se, convertendo o corpo pró-lamelar em tilacoides

Pilha de grana Tonoplasto Cristais de licopeno Figura 1.22 Micrografia ao microscópio eletrônico de um cromoplasto do fruto de um tomateiro (Solanum esculentum), no estágio inicial de transição entre um cloroplasto e um cromoplasto. Pequenas pilhas de grana ainda podem ser observadas. Os cristais do carotenoide licopeno estão indicados por estrelas. (Gunning e Steer, 1996.) Figura 1.23 Micrografias ao microscópio eletrônico ilustrando vários estágios do desenvolvimento de plastídios. (A) Pró-plastídios de meristema apical de raiz de fava (Vicia faba). O sistema de membrana interna é rudimentar e os grana não estão presentes. (B) Uma célula de mesofilo de uma folha jovem de aveia (Avena sativa) em estágio inicial de diferenciação, em presença de luz. Os plastídios estão se desenvolvendo em pilhas de grana. (C) Célula de uma folha jovem de uma plântula de aveia crescida no escuro. Os plastídios desenvolveram-se como etioplastos, com túbulos de membranas semicristalinas entrelaçadas, chamados de corpos pró-lamelares. Quando expostos à luz, os etioplastos podem se converter em cloroplastos pela desorganização dos corpos pró-lamelares e formação de pilhas de grana. (Gunning e Steer, 1996.) e membranas lamelares e a protoclorofilida em clorofila (para uma discussão sobre a síntese de clorofila, ver Tópico 7.11 na internet). A manutenção da estrutura do cloroplasto depende da presença de luz; os cloroplastos maduros podem ser revertidos a etioplastos se mantidos por longos períodos no escuro. Da mesma forma, sob condições ambientais diferentes, os cloroplastos podem ser convertidos em cromoplastos (ver Figura 1.22), como no caso das folhas no outono e do amadurecimento dos frutos. A divisão de cloroplastos e mitocôndrias é independente da divisão nuclear Como mencionado anteriormente, os plastídios e as mitocôndrias dividem-se por fissão, coerente com suas origens procarióticas. Fissão e replicação do DNA de organelas são eventos regulados independentemente da divisão nuclear. Por exemplo, o número de cloroplastos por volume celular depende do desenvolvimento da célula e de seu ambienPlastídios Etioplastos Corpos pró-lamelares



te. Assim, há mais cloroplastos nas células do mesofilo de uma folha do que nas células da sua epiderme. Embora o momento de fissão dos cloroplastos e das mitocôndrias seja independente do momento da divisão celular, essas organelas necessitam de proteínas codificadas pelo núcleo para que ocorra sua divisão. Em bactérias e organelas semiautônomas, a fissão é facilitada por proteínas que formam anéis no envoltório interno no local do futuro plano de divisão. Em células vegetais, os genes que codificam essas proteínas se encontram no núcleo. As proteínas podem ser enviadas ao sítio associado ao RE, o qual forma um anel em torno da organela em divisão. As mitocôndrias e os cloroplastos podem também aumentar em tamanho sem divisão para suprir a demanda de energia ou fotossintética. Se, por exemplo, as proteínas envolvidas na divisão da mitocôndria são inativadas experimentalmente, as poucas mitocôndrias tornam-se maiores, permitindo à célula suprir suas necessidades energéticas. Em mitocôndrias e cloroplastos ocorrem protrusões da membrana externa e interna. Nos cloroplastos, essas protrusões são denominadas estrômulos, pois contêm estroma, mas não tilacoides (ver estrômulos no Tópico 1.9 na internet). Nas mitocôndrias, elas são chamadas de matrixulos. Embora haja pouca evidência para a função dos estrômulos e dos matrixulos, eles podem ter uma função na troca de materiais com outras organelas. Tanto os plastídios quanto as mitocôndrias podem se mover pelas células. Em algumas células vegetais, os cloroplastos estão ancorados no citoplasma cortical, mais externo, da célula, mas, em outras, eles são móveis. O movimento dos cloroplastos em resposta à luz é demonstrado no Tópico 1.9 na internet. Assim como os corpos de Golgie os peroxissomos, as mitocôndrias movimentam-se pela ação das miosinas vegetais, que se movem ao longo dos microfilamentos de actina (ver Tópico 1.9 na internet). As redes de microfilamentos de actina estão entre os principais componentes do citoesqueleto vegetal, descrito a seguir. O citoesqueleto vegetal O citoplasma é organizado em uma rede tridimensional de filamentos proteicos, denominada citoesqueleto. Essa rede proporciona uma organização espacial para as organelas e serve como arcabouço para os movimentos das organelas e de outros componentes do citoesqueleto. Ela também apresenta papéis fundamentais nos processos de mitose, meiose, citocinese, depósito da parede,

manutenção da forma celular e diferenciação celular. O citoesqueleto vegetal é formado por microtúbulos e microfilamentos Dois tipos principais de elementos do citoesqueleto foram identificados nas células vegetais: microtúbulos e microfilamentos. Cada tipo é filamentoso, apresentando diâmetro fixo e comprimento variável, podendo atingir muitos micrômetros. Os microtúbulos e os microfilamentos são conCapítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 29 juntos macromoleculares de proteínas globulares. Outra classe de proteínas do citoesqueleto encontrada em células animais, os filamentos intermediários, não é encontrada no genoma vegetal. Isso não surpreende, pois os filamentos intermediários (p. ex., queratina) são encontrados na pele, nos pelos, nas escamas, nas penas e nas garras — nenhum dos quais encontrados em plantas. Entretanto, há alguns locais dentro da célula animal onde filamentos intermediários desempenham papel importante, como na superfície interna do envoltório nuclear. Nesses locais, as plantas possuem proteínas estruturais com grandes regiões de interação que se enrolam umas nas outras, denominadas domínios supertorcidos, e essas proteínas exercem funções similares aos filamentos intermediários nos animais. Os microtúbulos são cilindros ocos com diâmetro externo de 25 nm; são compostos de polímeros da proteína tubulina. O monômero de microtúbulos, tubulina, é um heterodímero composto por duas cadeias polipeptídicas semelhantes (a- e B-tubulina) (Figura 1.24A). Um único microtúbulo é formado por centenas de milhares de monômeros de tubulina organizados em colunas, os protofilamentos. Os microfilamentos são sólidos, com diâmetro de 7 nm, compostos por uma forma monomérica de proteína actina, denominada actina globular, ou actina 6. Os monômeros de actina G polimerizam para formar uma cadeia de subunidades de actina, também denominada protofilamento. A actina no filamento polimerizado é referida como actina filamentosa, ou actina F. Um microfilamento consiste em uma hélice, forma resultante da polaridade da associação de monômeros de actina G (A) Junção da (B) lâmina Subunidade da actina G— Subunidades da tubulina (a e B) 8 nm = = = 25 nm 7 nm Figura 1.24 (A) Desenho de um microtúbulo em vista longitudinal. Cada microtúbulo é composto de 13 protofilamentos (varia com a espécie e com o tipo celular). A organização das subunidades a e B é ilustrada. (B) Diagrama de um microfilamento, mostrando um feixe de actina F (protofilamento) com uma organização helicoidal com

base na assimetria dos monômeros, as subunidades de actina G.

(A) Cinética da polimerização da actina sem proteínas de ligação à actina Actina G (forma ATP) Alongamento Nucleação Extremidade ã . (+) (estado estacionário) (Microfilamento de actina F Extremidade E 8 O E — COSSSICOSSSIOESSSIOENSDO) O) Nucleação polímeros (%) Subunidades em Actina G (forma ADP) Estado estacionário Tempo (B) Interação com profilina e produção de feixes de actina por vilina Extremidade (+) Ama Pual lona ug mr CD Profilina Vilina Extremidade (=) N [) Actina G O (forma ADP) a Feixe de actina (C) Formação de microfilamentos simples ou organizados em feixes por formina e fimbrina Formina & Extremidade + — cesto, — DO — e O Actina G Actina F (D) Formação de filamentos ramificados de actina pelo complexo Arp 2/3 Complexo Arp 2/3 + 00 1) Actina G Actina F Figura 1.25 Modelos para a montagem de microfilamentos de actina. (A) A polimerização dos filamentos de actina ocorre na extremidade mais com a actina ligada ao ATP (verde). Há um lapso de tempo de polimerização que é dependente da nucleação de actina G em pequenos iniciadores de actina F. Uma vez alcançado o tamanho crítico do iniciador, a velocidade de polimerização aumenta até atingir um estado de equilíbrio, em que a velocidade de adição na extremidade mais é balanceada pela despolimerização na extremidade menos. A hidrólise de ATP em ADP ocorre após as unidades carregadas de ATP serem polimerizadas e a actina G que chega à extremidade menos ter um ADP (em laranja). (B) A profilina auxi—» ——> -<4— = CA | Rai (BD Fimbrina Feixe de actina Extremidade (+) lia na manutenção de um pool de actina-ATP disponível na célula, a qual pode, então, ser adicionada à extremidade mais. Os túbulos em crescimento podem ser estabilizados por ligações cruzadas entre a actina e a proteína vilina. (C) As forminas podem nuclear monômeros de actina, superando, assim, a fase de latência vista na ausência de proteínas acessórias (ver A acima). A actina F recém“formada, associada à formina, pode ser estabilizada e estabelecer ligações cruzadas com a fimbrina ABP. (D) Além das forminas, a outra proteína que pode nuclear a formação de novos filamentos de actina é o complexo Arp 2/3. O complexo inicia a ramificação da actina em certo ângulo a partir de microfilamentos preexistentes.

(Figura 1.24B). Como descrito a seguir, essa polaridade determina a dinâmica dos microfilamentos. Actina, tubulina e seus polímeros estão em constante movimento na célula Na célula, as subunidades de actina e tubulina ocorrem como pools de proteínas livres em equilíbrio dinâmico com as formas polimerizadas. O ciclo de polimerização-despolimerização é essencial para a vida da célula; drogas que paralisam esse ciclo e, por fim, matam a célula. Cada um dos monômeros contém um nucleotídeo ligado: ATP ou ADP no caso da actina, GTP ou GDP (tri ou difosfato de guanosina) no caso da tubulina. Os microtúbulos e os microfilamentos são polarizados, ou seja, as duas extremidades são diferentes. A polaridade manifesta-se pelas velocidades de crescimento diferentes das duas extremidades, sendo a mais ativa denominada extremidade mais, e a menos ativa, extremidade menos. Nos microfilamentos, a polaridade tem origem na polaridade do próprio monômero de actina; a fenda de ATP/ADP está exposta na extremidade menos, enquanto, no lado oposto, está exposta na extremidade mais. Em microtúbulos, a polaridade origina-se na polaridade do heterodímero a e B-tubulina; o monômero a-tubulina ocorre somente na forma GTP e está exposto na extremidade menos, enquanto a B-tubulina pode se ligar a GTP ou GDP e aparece na extremidade mais. Os microtúbulos e os microfilamentos têm suas meias-vidas normalmente contadas em minutos e determinadas por proteínas acessórias: proteínas de ligação à actina (ABPs, de actin-binding proteins) em microfilamentos e proteínas associadas a microtúbulos (MAPs, de microtubule-associated proteins). As ABPs e as MAPs exercem diversas funções que podem regular a dinâmica dos microfilamentos e dos microtúbulos. A polimerização da actina G na ausência de ABPs in vitro não é somente concentração-dependente, pois deve alcançar uma concentração crítica de modo a polimerizar, mas também é tempo-dependente, requerendo tempo para nucleação dos monômeros em um tamanho suficientemente estável para permitir o alongamento (Figura 1.25A). Durante o alongamento e no estado estacionário, a extremidade mais polimeriza rapidamente, enquanto a outra extremidade do microfilamento, a menos, polimeriza de forma mais lenta. A actina F lentamente hidrolisa ATP a ADP (transição da subunidade verde para a laranja na Figura 1.25). As profilinas regulam o balanço entre actina Ge (Figura 1.25B). A nova actina F inicia-se de duas

maneiras: pelo crescimento do filamento ativado pelas proteínas forminas (Figura 1.25C) e pela ramificação dos filamentos nas junções formadas pelo filamento nucleador de actina Arp 2/3 (Figura 1.25D). Há proteínas envolvidas na fragmentação do filamento de actina, tais com o fator despolimerizante da actina (ADF, de actin depolymerizant factor). Nas células, a reciclagem da actina envolve extensa fragmentação, mas os microfilamentos podem ser estabilizados em feixes pela associação com as proteínas vilina e fimbrina (ver Figura 1.25B e €). Esses feixes formam o Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 31 centro dos cordões transvacuolares e os espessamentos citoplasmáticos no córtex celular, região onde ocorrem as correntes citoplasmáticas mais rápidas (ver Figura 1.6). A montagem de microtúbulos a partir de tubulina livre em um tubo de ensaio segue um padrão dependente do tempo, semelhante ao da actina, envolvendo nucleação, alongamento e as fases de estado estacionário (ver Figura 1.254). Na célula, a nucleação de microtúbulos e o início do crescimento ocorrem em centros de organização de microtúbulos (MTOCSs, de microtubule organizing centers), também chamados de complexos de iniciação, mas a natureza do complexo de iniciação ainda precisa ser esclarecida. Um tipo de complexo de iniciação contém uma tubulina muito menos abundante, a y-tubulina, que, junto com proteínas acessórias, pode formar um anel a partir do qual os microtúbulos crescem. Esses complexos de anel y-tubulina estão presentes no citoplasma cortical, por vezes associados a ramificações de microtúbulos (Figura 1.26A-C), de forma semelhante à presença de Arp 2/3 nas ramificações dos microfilamentos. Os complexos do anel y-tubulina iniciam a polimerização de heterodímeros a e B-tubulina em protofilamentos longitudinais curtos. A seguir, os protofilamentos (o número varia com a espécie) associam-se lateralmente para formar uma lâmina plana (ver Figura 1.264). Com a hidrólise de GTP a lâmina enrola-se em um microtúbulo cilíndrico (ver Figura 1.26B). Na maioria dos outros organismos, os complexos do anel y-tubulina estão envolvidos na iniciação do crescimento de microtúbulos, mas, em plantas, alguns complexos de iniciação não contêm os complexos de anel y-tubulina. Os locais principais dos complexos de iniciação são o citoplasma cortical nas células em interfase, a periferia do envoltório nuclear e os polos do fuso nas células em divisão. Cada heterodímero de tubulina contém duas moléculas de GTP, uma no

monômero de a-tubulina e outra no de B-tubulina. Na o-tubulina, o GTP está fortemente ligado e é não hidrolisável, enquanto o GTP ligado à B-tubulina é hidrolisado a GDP, algum tempo após a ligação da subunidade na extremidade mais de um microtúbulo. A hidrólise do GTP a GDP na subunidade da B-tubulina causa um leve dobramento no dímero; se a taxa de hidrólise do GTP "alcança" a taxa de adição de novos heterodímeros, a extremidade da tubulina carregada com GTP desaparece, e os protofilamentos desligam-se uns dos outros, iniciando uma despolimerização "catastrófica", que é muito mais rápida do que a taxa de polimerização (ver Figura 1.260). Essas catástrofes também podem ocorrer quando um microtúbulo colide com outro em ângulo maior do que 40º. Tal despolimerização pode ser revertida (parada da despolimerização e retomada da polimerização) se o aumento da concentração local de tubulina livre (com GTP) causado pela catástrofe mais uma vez favorecer a polimerização. Esse processo é denominado instabilidade dinâmica (ver Figura 1.26A-C). A extremidade menos, ou extremidade de crescimento lento, não despolimeriza se for coberta por y-tubulina. No entanto, os microtúbulos de plantas podem ser liberados dos

 (A) Polimerização rápida cobertura de GTP Extremidade laminar (+) enrola-se formando um túbulo à medida que o GTP é hidrolisado q o 8 > I 88 A taxa de hidrólis) de GTP alcança a de polimerização Cobertura de GTP no microtúbulo em rápido crescimento B-tubulina-GTP > = p-tubulina-GDP lâmina y-tubulina Proteína (4 acessória Tn! y-tubulina DE G (D) A interação entre as MAPs, a katanina e a MOR1 gera movimento em esteira rolante A MOR1 move-se no microtúbulo em crescimento —————— Extremidade (+) (B) Diminuição da (C) Rápido encurtamento por catástrofe Quando a cobertura de GTP desaparece, os dímeros na extremidade (+) curvam-se para a face externa, e os protofilamentos se separam, enrolam-se e rapidamente despolimerizam MOR? estabiliza e inibe a j Movimento em esteira catástrofe rolante: polimerização da extremidade (+) Mesma região A katanina corta na junção microtúbulo-microtúbulo Extremidade (=) Figura 1.26 Modelos para a instabilidade dinâmica e esteira rolante. (A) A extremidade menos dos microtúbulos nos sítios de iniciação pode ser estabilizada por complexos de anel de y-tubulina, alguns dos quais são encontrados ao lado de microtúbulos preexistentes. As extremidades mais dos microtúbulos crescem rapidamente, produzindo uma cobertura de tubulina, que apresenta GTP ligado à subunidade . A extremidade recém-adicionada tem uma estrutura em lâmina que se enrola na forma de um túbulo enquanto o GTP é hidrolisado. (B) Com a diminuição da taxa de crescimento ou o aumento da hidrólise de GTP, a cobertura de GTP é diminuída. (C) Quando a cobertura de Despolimerização da extremidade (=) GTP desaparece, os protofilamentos dos microtúbulos separam-se, pois o heterodímero com o GDP ligado à subunidade de B-tubulina está levemente curvado. Os protofilamentos são instáveis, e ocorre a despolimerização rápida e catastrófica. (D) Se o microtúbulo é cortado no ponto de ramificação pela katanina ATPase, a extremidade menos torna-se instável e pode despolimerizar. Se a estabilidade do microtúbulo é conferida contra a instabilidade dinâmica na extremidade mais pela MOR1, uma MAP, a velocidade de adição na extremidade mais pode corresponder à despolimerização na extremidade menos, e o movimento em esteira rolante continua.

complexos de anel de y-tubulina por uma ATPase, a katanina (da palavra japonesa katana, “espada samurai”), que corta o microtúbulo no ponto onde o crescimento ramifica para formar outro microtúbulo (ver Figura 1.26D). Uma vez que os microtúbulos tenham sido liberados pela katanina, eles se deslocam em movimentos ondulatórios pelo córtex celular por um mecanismo chamado de esteira rolante. Os microtúbulos corticais movem-se pela célula por meio de esteira rolante Os microtúbulos no citoplasma cortical podem migrar lateralmente em torno da periferia da célula por um processo chamado de esteira rolante. Durante o deslocamento, os heterodímeros de tubulina são adicionados à extremidade mais em crescimento na mesma taxa que são removidos da extremidade menos em encurtamento (ver Figura 1.26D). As subunidades de tubulina não se movem em relação à célula quando são polimerizadas nos microtúbulos (ver região sombreada na Figura 1.26D), porque o microtúbulo em geral está ligado a uma membrana por várias MAPs. No entanto, o microtúbulo move-se, logo abaixo da membrana plasmática, à medida que mais subunidades são adicionadas na extremidade mais e retiradas na extremidade menos. Tal movimento iria parar se a extremidade mais encolhesse rapidamente por catástrofe. Entretanto, o microtúbulo é estabilizado contra catástrofes por MAPs, mais especificamente a MORI (organização de microtúbulos 1, de microtubule organization 1), que podem se mover para baixo no microtúbulo enquanto ele está em deslocamento. Como será discutido no Capítulo 19 e na seção A Regulação do ciclo celular a seguir (ver Figuras 1.37 e 1.39), a orientação transversal dos microtúbulos corticais determina a orientação das novas microfibrilas de celulose sintetizadas na parede celular. A presença de fibrilas transversais de celulose na parede celular reforça a parede na direção transversal, promovendo crescimento no eixo longitudinal. Dessa forma, os microtúbulos desempenham um papel importante na polaridade do crescimento das plantas. Proteínas motoras do citoesqueleto participam da corrente citoplasmática e do movimento dirigido de organelas Como mostrado no Tópico 1.9 na internet, as mitocôndrias, os peroxissomos e os corpos de Golgi são extremamente dinâmicos em células vegetais. Essas partículas de cerca de 1 ym movem-se em velocidades de cerca de 1 a 10 ym s” em espermatófitas. Esse movimento é bastante rápido; ao se

ampliar proporcionalmente (x 10º em tamanho), essa velocidade é equivalente a um objeto de 1 m movendo-se a 10 ms", aproximadamente a alcançada pelo homem mais rápido do mundo. É muito mais rápido do que as células animais que rastejam sobre um substrato (0,01-0,2 pm s?), e é aproxidamente a mesma velocidade na qual as partículas de pigmento se deslocam nos melanócitos de peixe ou polvo, quando eles rapidamente mudam de cor para se esconder ou atacar. Porém, as células vegetais "movem" essas partículas Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 33 praticamente o tempo todo! A actina e sua proteína motora, a miosina, atuam em conjunto no citoplasma da célula vegetal para gerar esse movimento e, por conseguinte, com frequência são referidas como citoesqueleto de actomiosina. Esse movimento de organelas individuais pode ser parte de uma corrente citoplasmática, o fluxo de massa coordenado citoplasmático e de organelas dentro da célula. No entanto, talvez seja mais bem definido como movimento dirigido de organelas, pois as organelas com frequência passam umas pelas outras em direções opostas (ver Tópico 1.9 na internet). Se o movimento dirigido de organelas exercer arraste suficiente sobre o citosol e as organelas, em seguida ele irá desencadear a corrente citoplasmática. À medida que as células crescem, as taxas de movimento tendem a aumentar. Nas células gigantes das algas verdes Chara e Nitella, a corrente ocorre de modo helicoidal, para baixo em um lado da célula e para cima no outro lado, na velocidade de até 75 pm s! O movimento dirigido de organelas funciona em consonância com o aprisionamento de organelas, ou seja, a ancoragem das organelas umas às outras, ao citoesqueleto ou à membrana, para organizar o citoplasma das células vegetais. Os cloroplastos de Chara e Nitella, por exemplo, estão presos, de modo que não se movem mesmo que as demais organelas estejam em movimento ativo no citoplasma mais interno. Da mesma forma, o RE cortical está preso à membrana plasmática, enquanto o RE interno (p. ex. nos cordões transvacuolares; ver Figura 1.14) é mais dinâmico. Motores moleculares participam tanto no movimento quanto no aprisionamento de organelas. Os vegetais possuem dois tipos de motores: as miosinas e as cinesinas. As miosinas são ABPs, com ligação reversível com os filamentos de actina. Há dois tipos de miosinas vegetais: a miosina VIII, que atua principalmente na ancoragem de organelas durante o desenvolvimento vegetal, e a miosina XI, que é responsável pela

maioria do movimento de organelas nas células que não estão em divisão. As cinesinas são MAPs e ligam-se aos microtúbulos. Quando se movem ao longo do citoesqueleto, elas se deslocam em uma direção particular ao longo dos polímeros do citoesqueleto. As miosinas em geral movem-se em direção à extremidade mais dos filamentos de actina (somente a miosina VI de animais é conhecida pelo movimento em direção à extremidade menos). De 61 membros dessa família, dois terços deslocam-se em direção à extremidade mais do microtúbulo e um terço para a extremidade menos. Embora os membros da família das cinesinas interajam com algumas membranas de organelas, eles tendem a prender as organelas, em vez de mediar seu movimento ao longo dos microtúbulos. As cinesinas podem se ligar à cromatina ou a outros microtúbulos, e ajudar a organizar o aparelho do fuso durante a mitose (ver a seguir e Tópico 1.10 na internet). As dineínas, as proteínas motoras de microtúbulos predominantemente na extremidade menos de animais e protistas, estão ausentes em plantas, mas presentes em algas verdes, como Chlamydomonas. Como as proteínas motoras podem participar tanto do movimento quanto do aprisionamento das organelas? To

34 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal (A) Sequência linear dos domínios da miosina XI Cauda A “Domínio B rtorCabeça Pescoço ido” Carga | o ma | 1 500 1.000 1.500 Número de aminoácidos (B) Configuração dobrada do dímero da miosina XI Domínio supertorcido Domínio globular de carga Região do Domínio globular pescoço da cabeça motora (C) Movimento da carga e geração de força da miosina XI Vesícula/carga Receptor do domínio da cauda Filamento de actina das essas proteínas apresentam domínios de cabeça, pescoço e cauda, como a miosina XI (Figura 1.27). O domínio da cabeça globular liga-se reversivelmente ao citoesqueleto, dependendo do estado de energia do ATP no sítio ativo da ATPase. O domínio do pescoço muda o ângulo após hidrólise de ATP flexionando a cabeça em relação à cauda. O domínio da cauda em geral contém regiões supertorcidas para a dimerização, e o final do domínio globular da cauda liga-se a organelas específicas ou “carga” e é chamado de domínio de carga (ver Figura 1.27B). Para uma proteína motora prender uma organela à membrana plasmática através do citoesqueleto, a cabeça motora liga-se ao citoesqueleto, que está ligado à organela, enquanto o domínio de carga se liga a uma proteína na membrana. Com frequência, as proteínas motoras de aprisionamento são monoméricas e, quando ocorre a hidrólise do ATP ligado à miosina, o domínio da cabeça desliga-se do citoesqueleto e a organela que estava ligada ao citoesqueleto é liberada. Para que a proteína mova uma organela, a parte motora dimeriza; as duas moléculas interagem no domínio da cauda supertorcido e ligam-se à organela no domínio de carga. As duas cabeças do dímero alternadamente ligam-se ao citoesqueleto e “caminham” para frente, enquanto o pescoço flexiona à medida que o ATP é hidrolisado (ver Figura 1.27C). Dessa forma, a organela é movida ao longo do citoesqueleto. Geração de força gd Figura 1.27 | Movimento de organelas dirigido por miosina. (A) Domínios estendidos de aminoácidos da proteína motora miosina. O domínio da cauda inclui uma região supertorcida por dimerização e um domínio de carga, para interagir com as membranas. (B) O domínio da cabeça dobra-se para se tornar globular. Próximo ao domínio do pescoço, ATP/ADP ligam-se ao domínio da cabeça. O pescoço consiste em regiões com composição específica de aminoácidos (motivo IQ), as quais podem interagir com as proteínas de modulação. (C)

Movimento e geração de força da miosina XI. A cauda liga-se à organela pelo domínio de carga e por um complexo receptor na membrana. As duas cabeças, mostradas em vermelho e rosa, possuem ATPase e atividade motora, de tal forma que uma mudança na conformação da região do pescoço, adjacente à cabeça, produz uma "caminhada", um movimento ao longo do filamento de actina durante a geração de força do motor, quando o ATP é hidrolisado a ADP e fosfato inorgânico (P). A carga move-se cerca de 25 nm em cada etapa. Quando o fosfato é liberado, o dímero é "restabelecido" ao estado pré-motor. Alguns movimentos são diferencialmente regulados. Por exemplo, os cloroplastos reorientam-se sob determinadas condições de luminosidade (ver Tópico 1.9 na internet; ver também Capítulo 9). Esses movimentos podem ser "sobrepostos" a outros movimentos dirigidos de organelas, porque o mecanismo de movimento dos cloroplastos é diferente do movimento dos corpos de Golgi, peroxissomos e mitocôndrias. O movimento dos cloroplastos ocorre sobre pequenos feixes de actina e utiliza algumas proteínas do tipo cinesina para se mover ao longo da actina (em vez de microtúbulos!) e outras proteínas do tipo cinesina para se prender à membrana plasmática. O movimento de organelas atende às mudanças dinâmicas que acompanham o crescimento e o desenvolvimento. O aprisionamento diferencial e o movimento podem organizar uma distribuição polar de organelas dentro da célula, como em tubos polínicos. Nestes, a célula cresce apenas na extremidade pela secreção de materiais de membrana e da parede, e não ao longo do tubo (ver Capítulo 21). No musgo Physcomitrella patens, que possui um número reduzido de isoformas de miosina XI, essa proteína está envolvida tanto no transporte de vesículas quanto no crescimento polarizado da célula. O movimento dirigido de organelas e a corrente citoplasmática fornecem um sistema rápido de resposta, necessário às células vegetais quando

precisam responder ao ambiente externo biótico e abiótico. Por exemplo, um ataque local, como uma infecção fúngica ou um ferimento, pode levar a uma rápida reestruturação da célula, bem como uma mudança na direção da luz ou da gravidade pode exigir o reposicionamento de organelas. Por fim, o movimento das organelas atende à coreografia da divisão celular, discutida a seguir. A regulação do ciclo celular O ciclo da divisão celular, ou ciclo celular, é o processo pelo qual ocorre a reprodução da célula e de seu material genético, o DNA nuclear (Figura 1.28). O ciclo celular consiste em quatro fases: G,, S, G,eM. G, é a fase em que a célula-filha, recém-formada, ainda não replicou seu DNA. O DNA é reFase M — Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 35 plicado durante a fase S. G, é a fase em que a célula, com seu DNA replicado, ainda não iniciou a mitose. Coletivamente, as fases G, S e G, são referidas como interfase. A fase M é a mitose. Em células vacuoladas, o vacúolo aumenta durante a interfase e o plano da divisão celular divide o vacúolo pela metade durante a mitose (ver Figura 1.28). Cada fase do ciclo celular apresenta um conjunto específico de atividades bioquímicas e celulares O DNA nuclear é preparado para a replicação na fase G, pela montagem de um complexo de pré-replicação nas origens de replicação ao longo da cromatina. O DNA é replicado durante a fase S, e as células em G, preparam-se para a mitose. Toda arquitetura da célula é alterada à medida que ela entra em mitose. Se a célula possui um grande vacúolo central, esse vacúolo deve primeiro ser dividido em duas partes por uma coalescência dos cordões transvacuolares citoplasmáticos que contêm o núcleo; esta se torna a região onde ocorrerá a divisão nuclear. (Comparar a Figura 1.28, a divisão de uma célula vacuolada, com a Figura 1.30, a divisão de uma célula não vacuolada.) Corpos de Golgi e Cinetocoro Microtúbulo +» polar 4 | DES O Polos do fuso com Cromossomo MS membranas 5 ; m,, do RE contendo Microtúbulos proteínas do cinetocoro do envoltório Microtúbulos Zi A nuclear astrais | Ciclina B Parede CDK A celular Fase G1 oO o A ne, Membrana plasmática Núcleo dm N O E acóoio dividido Cordão transvacuolar 7 CiclinaD CDK A Fase S — síntese de DNA : do RE Microtúbulo cortical longitudinal Citoplasma Rede cortical NI repito E nicrotúbulo | JA cortical transversal Figura 1.28 Ciclo celular em uma célula vacuolada (uma célula de planta de fumo). As quatro fases do ciclo celular, G,, S, G,

e M são ilustradas em relação ao alongamento e à divisão de uma célula vacuolada. Várias ciclinas e quinases dependentes de ciclinas (CDKs) regulam a transição de uma fase para a outra. A ciclina D e a quinase dependente de ciclina A(CDK A) estão envolvidas na transição de G, para S. A ciclina A e a CDK A estão envolvidas na transição de S para G;. A ciclina B e a quinase dependente de ciclina B (CDK B) regulam a transição de G, para M. As quinases fosforilam outras proteínas na célula causando grandes reorganizações do citoesqueleto e dos sistemas de membranas. Os complexos ciclinas/ CDK têm tempo de vida determinado, geralmente regulado por seu próprio estado de fosforilação; o decréscimo de sua quantidade em direção ao final da fase permite a progressão para o próximo estágio do ciclo celular.

36 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal outras organelas se dividem e se compartimentam igualmente entre as duas metades da célula. Como descrito a seguir, o sistema de endomembranas e o citoesqueleto são amplamente rearranjados. À medida que uma célula entra em mitose, os cromossomos mudam do estado de organização da interfase no núcleo e se condensam para formar os cromossomos metafásicos (Figura 1.29; ver também Figura 1.9). Estes são mantidos unidos por proteínas denominadas coesinas, que se localizam na região centromérica de cada par de cromossomos. Para que os cromossomos se separem, essas proteínas devem ser clivadas pela enzima separase, a qual deve ser inicialmente ativada. Isso ocorre quando o cinetocoro se liga aos microtúbulos do fuso (descrito na próxima seção). Em um ponto-chave de regulação, ponto de checagem, no início da fase G, do ciclo, a célula torna-se comprometida com a síntese do DNA. Em célula de mamíferos, a replicação do DNA e a mitose são ligadas — uma vez iniciado o ciclo de divisão, ele não é interrompido até que as fases da mitose tenham sido concluídas. Por outro lado, as células vegetais podem parar o ciclo antes ou depois de replicarem seu DNA (ou seja, durante G, ou G;). Como consequência, enquanto a maioria das células animais é diploide (apresentam dois conjuntos de cromossomos), as células vegetais com frequência são tetraploides (quatro conjuntos de cromossomos) ou mesmo poliploides (muitos conjuntos de cromossomos), após passarem por ciclos adicionais de replicação nuclear sem que ocorra a mitose, um processo denominado endorreduplicação. O papel da Cromossomo replicado Cinetocoro interno (proteínas centroméricas, sítio de ligação ao cromossomo e ao nucleossomo) Região centromérica do cromossomo Cinetocoro externo (sítio de ligação a microtúbulos, motores de microtúbulos, controle do ponto de checagem) Microtúbulos do cinetocoro Coesina Cromátide Figura 1.29 Estrutura de um cromossomo metafásico. O DNA centromérico está destacado, e a região onde moléculas de coesão unem os dois cromossomos está ilustrada em cor laranja. O cinetocoro é uma estrutura em camadas (a camada mais interna em roxo e a mais externa em amarelo) que contém proteínas de ligação a microtúbulos, incluindo cinesinas que auxiliam na despolimerização dos microtúbulos durante o encurtamento dos microtúbulos do cinetocoro na anáfase. poliploidia na evolução será discutido no

Capítulo 2. O ciclo celular pode regular a diferenciação em alguns tipos celulares, com a formação de células “gigantes”, resultantes de ciclos de endorreduplicação, e células “pequenas” que permanecem mitoticamente ativas. O ciclo celular é regulado por ciclinas e por quinases dependentes de ciclina As reações bioquímicas que governam o ciclo celular são altamente conservadas na evolução dos eucariotos, e as plantas preservaram os componentes básicos desse mecanismo. A progressão do ciclo é regulada principalmente em três pontos de checagem: durante a fase G, (como já mencionado), no final da fase S e na transição G,/M. As enzimas-chave que controlam as transições entre os diferentes estados do ciclo celular e a entrada das células no ciclo de divisão são as proteínas quinases dependentes de ciclina (CDKs, de cyclin-dependent kinases). As proteínas quinases são enzimas que fosforilam outras proteínas utilizando o ATP. A maioria dos eucariotos multicelulares utiliza várias quinases que são ativas em diferentes fases do ciclo celular. Todas dependem de subunidades reguladoras, as ciclinas, para desempenhar suas atividades. Diversas classes de ciclinas foram identificadas em plantas, animais e leveduras. Foi demonstrado que três ciclinas regulam o ciclo celular de fumo, como ilustrado na Figura 1.28: 1. Ciclinas G,/S, ciclina D, ativa no final da fase G,. 2. Ciclinas tipo 8, ciclina A, ativa no final da fase 5. 3. Ciclinas tipo M, ciclina B, ativa imediatamente antes da fase mitótica. O ponto crítico de restrição no final da fase G,, o qual determina que a célula passe por um novo ciclo de divisão, é regulado principalmente pelas ciclinas do tipo D. Como será visto posteriormente neste livro, os hormônios vegetais que promovem a divisão celular, incluindo as citocininas e os brassinosteroides (ver Capítulo 15), parecem controlar o ciclo ao menos em parte pelo aumento na ciclina D3, uma ciclina vegetal do tipo D. A atividade das CDKs pode ser regulada de várias formas, mas os dois mecanismos mais importantes são (1) a síntese e a degradação da ciclina e (2) a fosforilação e a desfosforilação dos resíduos de aminoácidos-chave na proteína CDK. No primeiro mecanismo de regulação, as CDKs são inativas, a menos que estejam associadas à ciclina. A maioria das ciclinas é reciclada (turnover) rapidamente; elas são sintetizadas e, após, degradadas ativamente (usando ATP) em pontos específicos do ciclo celular. As ciclinas são degradadas no citoplasma por um grande complexo proteolítico denominado proteassomo 268 (ver Capítulo 2). Antes da degradação pelo

proteassomo, as ciclinas são marcadas para a destruição pela ligação a uma pequena proteína, a ubiquitina, em um processo que requer ATP. A ubiquitinação consiste em um mecanismo geral de marcação de proteínas celulares destinadas à degradação (ver Capítulo 2).

O segundo mecanismo de regulação da atividade da CDK é a fosforilação e a desfosforilação. As CDKs possuem dois sítios de fosforilação da tirosina: um leva à ativação da enzima e o outro causa a inativação. Quinases específicas ativam as CDKs, enquanto outras as inativam. Da mesma forma, as proteínas fosfatases podem remover o fosfato das CDKs, estimulando ou inibindo sua atividade, dependendo da posição do fosfato. A adição ou a remoção dos grupos fosfato das CDKs são processos altamente regulados e constituem um importante mecanismo para o controle da progressão do ciclo celular. O controle posterior da rota é exercido pela presença de inibidores de CDK (ICKs) que podem influenciar a transição G,/S. Os microtúbulos e o sistema de endomembranas atuam na mitose e na citocinese A mitose é o processo pelo qual os cromossomos anteriormente replicados são alinhados, separados e distribuídos de uma maneira ordenada para as células-filhas (Figura 1.30; ver também Figura 1.28). Os microtúbulos são parte integrante da mitose. O período imediatamente anterior à prófase é denominado pré-prófase. Durante a pré-prófase, os microtúbulos da fase G, são completamente reorganizados formando a banda pré-prófase (BPP), constituída de microtúbulos ao redor do núcleo, na região da futura placa celular — o precursor da parede transversal (ver Figura 1.30). A posição da BPP, o local de divisão cortical subjacente, e a partição do citoplasma que divide os vacúolos centrais determinam o plano de divisão celular em plantas e, assim, desempenham um papel crucial no desenvolvimento (ver Capítulos 17-19). No início da prófase, os microtúbulos que polimerizam na superfície do envoltório nuclear começam a se agregar em duas regiões nos lados opostos do núcleo, iniciando a formação do fuso (ver Figura 1.30). Apesar de não estarem associadas aos centrossomos (ausentes nas plantas, ao contrário de células animais), essas regiões desempenham a mesma função na organização de microtúbulos. Durante a prófase, o envoltório nuclear permanece intacto, mas é fragmentado no início da metáfase, em um processo que envolve a reorganização e a reassimilação do envoltório nuclear no RE (ver Figura 1.30). Durante a divisão, os túbulos do RE “trocam de trilhos”, saltando do citoesqueleto de actina e indo para os microtúbulos do fuso mitótico. Duas regiões polares de RE, em seguida, localizam-se em ambos os lados do fuso, e os túbulos individuais de RE atravessam o

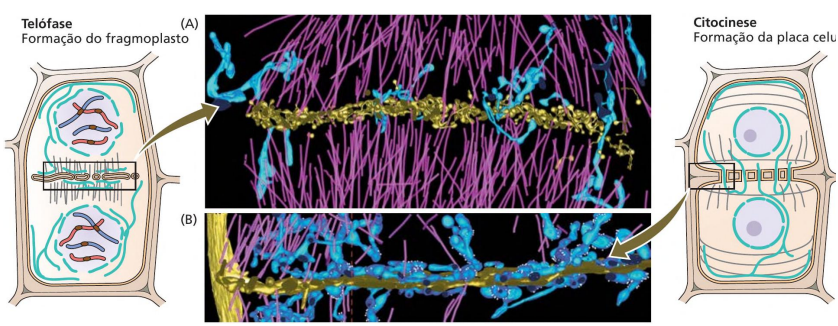
fuso. Durante todo o ciclo, as quinases da divisão celular interagem com os microtúbulos, por meio da fosforilação de MAPs e cinesinas, para auxiliar na reorganização do fuso. Durante a condensação dos cromossomos, as regiões organizadoras do nucléolo (RONs) de diferentes cromossomos se dissociam, causando a fragmentação do nucléolo. O nucléolo desaparece completamente durante a mitose e, ao final do ciclo, gradualmente é remontado, à medida que os cromossomos se descondensam e restabelecem suas posições nos núcleos-filhos. Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 37 No início da metáfase, a pró-metáfase, a BPP desaparece e novos microtúbulos são polimerizados para completar o fuso mitótico. O fuso mitótico de células vegetais, sem centrossomos, não se apresenta de forma elíptica como nas células animais. Os microtúbulos do fuso na célula vegetal surgem de uma zona difusa, que consiste em múltiplos focos em extremidades opostas da célula e se estendem para a região central em arranjos paralelos. Os cromossomos metafásicos são completamente condensados por um empacotamento de histonas e de nucleossomos, que são ainda organizados em fibras condensadas (ver Figuras 1.9 e 1.29). O centrômero, região onde duas cromátides são unidas próximo à região central do cromossomo, contém DNA repetitivo, assim como o telômero, que forma a extremidade do cromossomo que o protege contra a degradação. Alguns microtúbulos se ligam em uma região especial do centrômero, o cinetocoro, e os cromossomos alinham-se na placa metafásica (ver Figuras 1.28 e 1.30). Alguns dos microtúbulos livres se sobrepõem aos microtúbulos da região polar oposta na zona intermediária do fuso. Assim como há pontos de checagem que controlam as quatro fases do ciclo celular, há também pontos de checagem que atuam durante a mitose. O ponto de checagem do fuso, por exemplo, impede a progressão das células para a anáfase se os microtúbulos não interagiram corretamente com o cinetocoro. O complexo ciclina B-CDK B tem função importante na regulação desse processo. Se os microtúbulos do fuso foram corretamente ligados a seus cinetocoros, o complexo promotor de anáfase leva à degradação proteolítica de um inibidor de separase, ativando assim essa enzima, a qual cliva a coesina que liga os dois cromossomos (ver Figura 1.29); isso permite que as cromátides alinhadas na placa de metáfase separem-se em direção aos respectivos polos. O complexo promotor de anáfase também promove a ubiquitinação e subsequente degradação proteolítica da

ciclina B. Sem ciclina B, o complexo ciclina B-CDK B não pode mais formar e desmontar o fuso, os cromossomos descondensam e o envoltório nuclear se reorganiza. (Observe que cada cromátide passou por um ciclo de replicação e possui o conteúdo diploide [2n] de DNA. Assim, logo que a separação ocorre, as cromátides tornam-se cromossomos.) O mecanismo da separação de cromossomos durante a anáfase apresenta dois componentes: * anáfase A ou anáfase inicial, durante a qual as cromátides-irmãs se separam e começam a se mover em direção a seus polos; e * anáfase B ou anáfase tardia, durante a qual os microtúbulos polares deslizam um em relação ao outro e alongam para distanciar os polos do fuso. Ao mesmo tempo, os cromossomos-irmãos são empurrados para seus respectivos polos. Nos vegetais, os microtúbulos do fuso aparentemente não estão ancorados ao córtex da célula nos polos, e, assim, os cromossomos não podem ser separados. Em vez disso,

 Pré-prófase Prófase Determinação do futuro plano de divisão pela banda pré-prófase a, caias o q à pa h OA | ee tm AREA RE Núcleo Banda pré-prófase de microtúbulos Rede cortical Citoplasma do RE Banda pré-prófase Envoltório nuclear Anáfase Segregação dos cromossomos, alongamento do fuso Encurtamento dos = = = microtúbulos dos cinetocoros q Deslizamento =) dos microtúbulos NH] polares para Reorganização /Mly do envoltório nuclear aumentar o — tamanho do fuso Retículo endoplasmático Cromátides separadas são puxadas para os polos do envoltório nuclear Microtúbulos polares Microtúbulos do fragmoplasto Figura 1.30 Alterações na organização celular que acompanham a mitose em uma célula vegetal meristemática (não vacuolada). (1, 2, 4 e 5) A fluorescência vermelha é devida ao anticorpo anti-a-tubulina (microtúbulos), a fluorescência verde é devida à WIP-GFP (proteína verde fluorescente fusionada a uma proteína do Desaparecimento da banda pré-prófase, condensação dos cromossomos Telófase Formação do fragmoplasto Reorganização — MM A Metáfase Alinhamento dos cromossomos na placa metafásica Cromossomos em condensação (cromátides-irmãs unidas no centrômero) | Envoltório nuclear reabsorvido pela rede polar do RE prófase O polo do fuso desenvolve-se Cromossomos Citocinese Formação da placa celular Cromossomos O, completamente descondensados) W Duas células = / são formadas Fragmoplasto (rede de microtúbulos, RE e vesículas de membranas) RE Placa celular Vesículas de membranas envoltório nuclear), e a fluorescência azul é devida ao DAPI (corante de ligação ao DNA). (3,6 e 7) O RE é marcado com a fluorescência verde de HDEL-GFP, e a placa celular, com a fluorescência vermelha de FM4-64. (1,2,4e 5 de Xuetal., 2007;3,6e 7 de Higaki et al., 2008.)

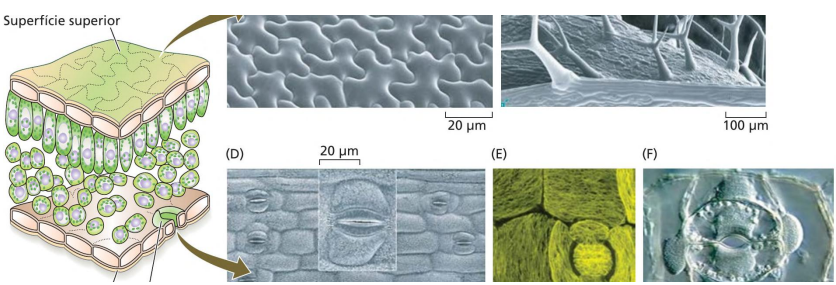
Telófase (A) Formação do fragmoplasto Figura 1.31 Alterações na organização do fragmoplasto e do RE durante a formação da placa celular. (A) A placa celular em formação (amarelo, em vista lateral) no início da telófase apresenta poucos locais de interação com a rede tubulovesicular do RE (azul). Os blocos de microtúbulos do fragmoplasto (roxo) também apresentam poucas cisternas entre eles. (B) Visão lateral da placa celular periférica em formação (amarelo) mostrando que, embora muitos túbulos citoplasmáticos do RE (azul) se entrelacem com microtúbulos (roxo) na região de crescimento periférico, há pouco contato direto entre os túbulos do RE e as membranas da placa celular. Os pequenos pontos brancos são ribossomos ligados ao RE. (Reconstrução tomográfica tridimensional da microscopia eletrônica do fragmoplasto, de Seguí-Simarro et al., 2004.) eles provavelmente são separados por cinesinas na sobreposição dos microtúbulos do fuso (ver Tópico 1.10 na internet). Na telófase, surge uma nova rede de microtúbulos e actina F chamada de fragmoplasto (Figura 1.31). O fragmoplasto organiza a região do citoplasma onde ocorre a citocinese. Os microtúbulos perderam sua forma de fuso, mas retêm a polaridade, com suas extremidades menos ainda apontadas em direção aos cromossomos separados e em descondensação, onde o envoltório nuclear está em processo de reorganização (ver Figura 1.31, “Telófase”). As extremidades mais dos microtúbulos apontam para a zona média do fragmoplasto, onde pequenas vesículas se acumulam, derivadas parcialmente de vesículas endocíticas da membrana celular parental. Essas membranas apresentam longas projeções que podem auxiliar na formação da nova placa celular no próximo estágio do ciclo celular: citocinese. A citocinese é o processo que estabelece a placa celular, precursora da nova parede transversal que irá separar as células-filhas (ver Figura 1.30). Essa placa celular, com sua membrana plasmática incluída, forma uma ilha no centro da célula, que cresce em direção à parede celular parental pela fusão de vesículas. A proteína de reconhecimento KNOLLE, que pertence à família de proteínas SNARE envolvidas na fusão de vesículas (ver Tópico 1.6 na internet), está presente na placa celular em formação, assim como a dinamina, uma GTPase envolvida na formação de vesículas. Existem também vários motores moleculares e os fatoCapítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 39 Citocinese Formação da placa celular res de

aprisionamento envolvidos na montagem. O local no qual a placa celular se une à membrana plasmática parental é determinado pela localização da BPP (que desapareceu no início da mitose) e por proteínas específicas associadas aos microtúbulos (MAPs). A medida que a placa celular se forma, ocorre a agregação de túbulos do RE em canais revestidos de membrana que atravessam a placa, assim conectando as duas células-filhas (ver Figura 1.31). Os túbulos do RE que atravessam a placa celular demarcam os sítios dos plasmodesmos primários (ver Figura 1.4B-D). Após a citocinese, os microtúbulos reorganizam-se no córtex celular. Os novos microtúbulos corticais apresentam uma orientação transversal em relação ao eixo celular, e essa orientação determina a polaridade da futura extensão celular. Tipos de células vegetais Como descrito no início do capítulo, o plano básico do corpo vegetal tem três grupos de tecidos: tecido dérmico, tecido fundamental e tecido vascular. Nesta seção, são discutidos exemplos dos tipos de células encontrados em cada um desses tecidos, incluindo sua organização subcelular e a diferenciação de suas organelas. Tecidos dérmicos recobrem as superfícies das plantas Aqui são mostrados cinco exemplos de tecido dérmico: três em folhas (Figura 1.32) e dois nos nectários florais (Figura 1.33). A epiderme foliar possui uma superfície superior e uma inferior, com diferentes tipos de células em cada uma (ver Figura 1.324). Em muitas plantas floríferas, a epiderme inclui células fundamentais (pavement cells),* em forma de peças de quebra-cabeças (ou em forma de tijolos utilizados na pavimentação decorativa). Na Figura 1.32B, as células dérmicas de um cotilédone de Arabidopsis são as únicas células em evidência, mas quando a *N. de R.T. A denominação “célula pavimentosa” é empregada em citologia animal, razão pela qual preferiu-se não adotá-la no contexto deste livro (ver glossário).

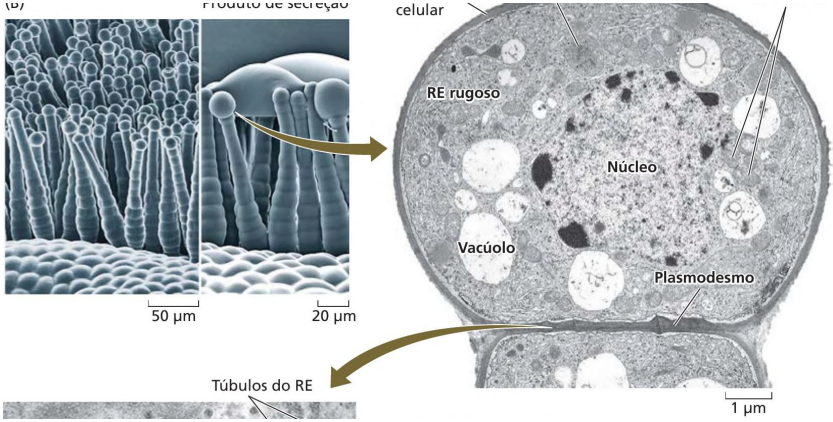


 (A) Superfície superior Superfície inferior Estbmaão Figura 1.32 Tecido dérmico da folha de uma eudicotiledônea típica. (A) Visão geral da estrutura da folha. (B) Micrografia de microscopia de varredura de células epidérmicas de uma folha de Galium aparine, mostrando o arranjo de células similar a peças de um quebra-cabeça. (C) Micrografia de microscopia de varredura da epiderme de uma folha verdadeira de Arabidopsis. Tricomas ramificados surgem dos complexos de células-guarda e de outras células epidérmicas. (D) Micrografia de microscopia de varredura e detaprimeira folha verdadeira aparece, a epiderme diferencia-se em mais tipos celulares, tornando-se coberta por tricomas ramificados (ver Figura 1.32C). Em raízes, os pelos diferenciam-se a partir da epiderme. Muitas plantas têm relativamente poucos cloroplastos no tecido epidérmico das folhas verdadeiras, talvez porque a divisão do cloroplasto seja desligada. A exceção são as células-guarda — células surpreendentes que formam os “lábios” das bocas, ou estômatos, da folha — que contêm muitos cloroplastos (ver Figura 1.32D-F). As células-guarda desenvolvem-se a partir das mesmas células precursoras do restante da epiderme, mas o citoesqueleto de microtúbulos, que auxilia na determinação da forma das células-guarda, é radialmente orientado, centrado na abertura estomática, enquanto o tecido circundante tem uma orientação longitudinal ou lateral (ver Figura 1.32E). Uma vez formadas, as células-guarda permanecem citoplasmaticamente isoladas do resto da epiderme, pois nenhum plasmodesmo é produzido na placa celular durante a última divisão que as forma (observe a ausência das manchas verdes que indicam plasmodesmos nas células-guarda na Figura 1.4E). Assim, ao contrário do restante da folha, as células-guarda não fazem parte do simplasto. Como será descrito nos Capítulos 6 e 10, a membrana plasmática da célula-guarda é bastante dinâmica, regulando a abundância de canais de K' na superfície celular por endocitose. 20 um 50 um lhe com maior resolução de complexo estomático em uma sépala de Tradescantia. (E) Micrografia de fluorescência da distribuição de microtúbulos no complexo estomático de sépala de Tradescantia. (F) Micrografia óptica do complexo estomático de sépala de Tradescantia. Um vídeo ilustrando a corrente citoplasmática nessas células está disponibilizado no Tópico 1.9 na internet. (Micrografias de

Gunning, 2009; Be D cedidas por B. Gunning; € cedida por R. Heady; E e F cedidas por A. Cleary.) O nectário floral de Abutilon (ver Figura 1.334) tem células epidérmicas e tricomas secretores multicelulares (ver Figura 1.33B), que terminam em uma célula capitada semiesférica. Em ultraestrutura, essa célula é bastante interessante (ver Figura 1.330), estando conectada às células subjacentes por muitos plasmodesmos (ver Figura 1.33D e E) e contendo considerável quantidade de RE, tanto REL em forma tubular quanto RER na forma de cisterna. O REL provavelmente está envolvido na síntese de lipídeos presentes nas secreções da célula glandular (ver Figura 1.33B), enquanto o RER dá suporte à síntese de proteínas especiais para a secreção. A síntese de lipídeos e terpenoides também ocorre nos leucoplastos encontrados na célula apical do tricoma. As paredes que envolvem o tricoma são isoladas do restante dos espaços de parede do tecido, ou apoplasto, por um espesso anel de cutina na base do tricoma, isolando, portanto, as secreções do apoplasto do restante do tecido (ver Figura 1.33F). Tecidos fundamentais formam o corpo dos vegetais O mesofilo da folha possui dois tipos de tecidos fundamentais: o parênquima paliçádico, de células alongadas, e o parênquima esponjoso, com células de formato irregular (Figura 1.34). O parênquima esponjoso apresenta grandes espaços de ar entre as células — elas não são cimentadas



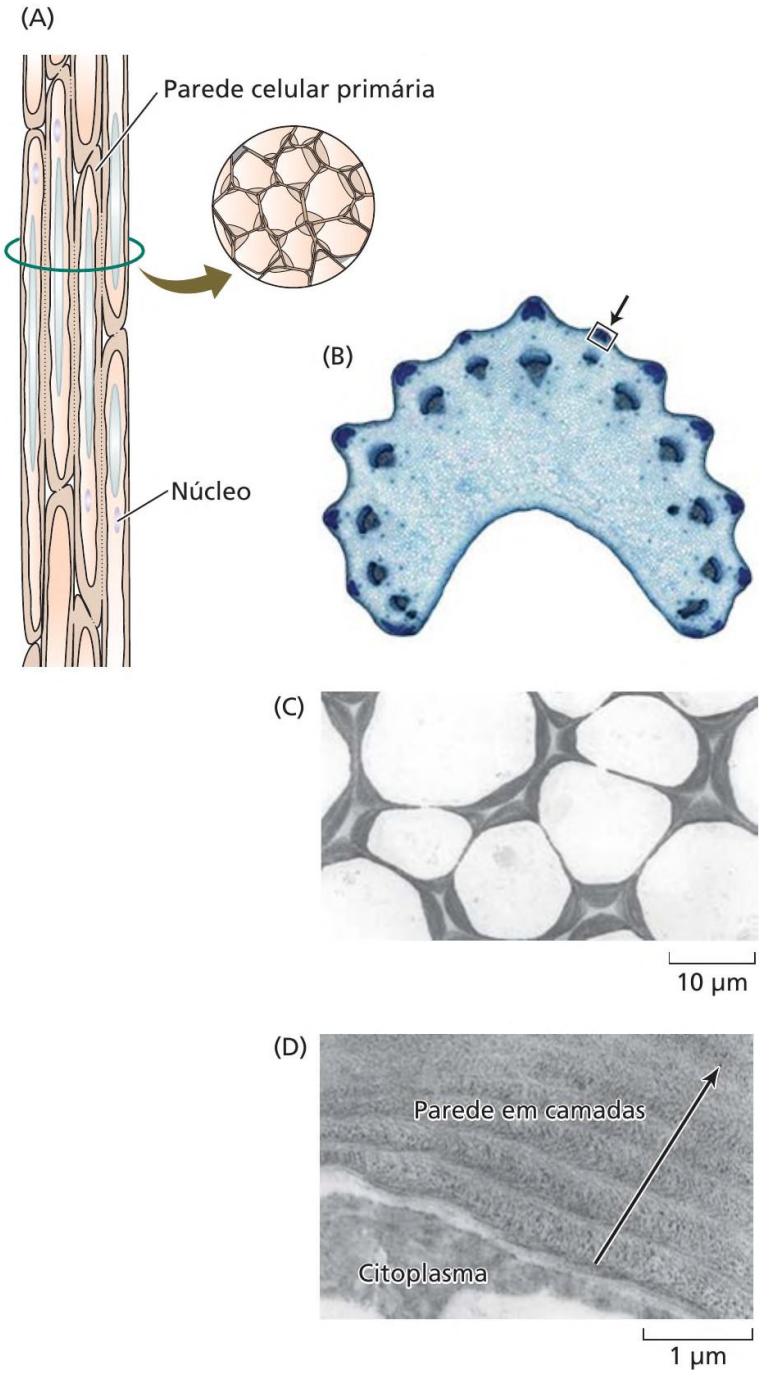
Produto de secreção Túbulos do RE a Plasmodesmos Figura 1.33 Estrutura de tricomas secretores na epiderme do nectário floral de Abutilon. (A) Flor de Abutilon. (B) Microscopia eletrônica de varredura de campos de tricomas secretores no nectário. A micrografia da direita mostra produto secretado acumulado na superfície dos tricomas. (C) Célula capitada de tricomas secretores. (D) Campo de plasmodesmos na parede transversal abaixo da célula capitada. (E) Miem toda sua periferia pela lamela média. Isso permite a troca de gases (dióxido de carbono e oxigênio) pelos espaços intercelulares da folha durante a fotossíntese e a respiração. Ambos os tipos de células têm muitos cloroplastos (ver Figura 1.34B e C) dispostos na periferia da célula, mas capazes de se mover quando a luz muda (ver Tópico 1.9 na internet). Ambos os tipos de células também têm abundantes peroxissomos esféricos (ver Figura 1.34B), além de mitocôndrias alongadas e ramificadas que podem ter muitos micrômetros de comprimento (ver Figura 1.34D). As mitocôndrias e a rede do RE em células do mesofilo (ver Figura 1.34B) estão presas próximo aos cloroplastos, de forma que, presumivelmente, permitem a troca eficiente Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 41 Plastídio (O Parede celular Mitocôndrias Transporte simplástico 20 um pelos plasmodesmos Sem transporte apoplástico crografia de fluorescência de tricomas secretores corados com azul de anilina para marcar a calose associada aos plasmodesmos. (F) A ausência nos tricomas secretores de um marcador fluorescente identificando o apoplasto do resto da folha sugere que todo o transporte através dos tricomas ocorre pelo simplasto. (De Gunning, 2009; A, B, D e F cedidas por B. Gunning; C cedida por C. H Busby; E cedida por J. E. Hughs.) dos metabólitos intermediários dos processos de respiração e fotossíntese (ver Figura 1.14). Esse aprisionamento é o foco de uma área emergente de pesquisa. As células de mesofilo podem diferenciar-se em uma variedade de outros tipos celulares sob ambiente adequado; por isso, o mesofilo é considerado uma forma de parênquima, um tecido fundamental com paredes primárias finas (Figura 1.35A). O parênquima possui a capacidade de continuar se dividindo e pode se diferenciar em vários outros tecidos fundamentais e vasculares, depois de ser produzido por meristemas. As células jovens do parênquima têm múltiplos vacúolos pequenos, ou uma rede vacuolar (Figura 1.35B), que posteriormente se desenvolve


(b)
Produto de secreção
celular
RE rugoso
Núcleo
Vacúolo
Plasmodesmo
50 µm
20 µm
Túbulos do RE
1 µm

42 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal (A) (B) Parênquima esponjoso Figura 1.34 (A) Micrografia de fluorescência do retículo endoplasmático fluorescente nas células do parênquima esponjoso. (Oparka in Gunning, 2009.) (B) Micrografia de fluorescência de células do parênquima esponjoso mostrando peroxissomos (verde) e cloroplastos (vermelho). (C) Visão tridimensional da distribuição dos em um grande vacúolo central. Catharanthus roseus é um exemplo interessante, no qual as células dos parênquimas paliçádico e esponjoso podem se diferenciar em "células especiais" ou idioblastos (Figura 1.35C), os quais contêm vincristina e vimblastina, importantes agentes anticâncer e presumivelmente usadas pela planta na defesa contra herbivoria. A vimblastina interfere na polimerização dos microtúbulos, inibindo, assim, a divisão celular, ao causar a polimerização da tubulina em agregados não tubulares. Diferentes células parenquimáticas, adjacentes ao idioblasto, fornecem diferentes intermediários na biossíntese destes alcaloides tóxicos; em outras palavras, existe uma (A) | =| lj Parede celular primária Vacúolo — 1 | único N As | j Idioblasto L Vários 1 Gol vacúolos <

(E) Transversal % 50 um Laticíferos em alongamento SN N Longitudinal 2 100 um Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 43 Figura 1.36 Tecido fundamental com paredes primárias espessadas. (A) Diagrama do colênquima de aipo em visão longitudinal e corte transversal. (B) Micrografia óptica de corte transversal mostrando grupos de colênguima em aipo. A seta indica a região enriquecida em colênquima. (C) Micrografia eletrônica de corte transversal de colênguima de aipo. (D) Micrografia eletrônica ilustrando a parede primária em camadas do colênguima de aipo. A seta abrange cinco camadas de parede primária (E) Micrografias ópticas de cortes transversais e longitudinais de um laticífero de Euphorbia, mostrando as paredes primárias espessas. (F) Laticíferos alongados na folha da Catharanthus roseus, os quais contêm alcaloides fluorescentes verde-amarelados, como acontece com idioblastos associados ao parênquima paliçádico (indicado como Pi na figura). (B-D de Leroux, 2012; E de Rudall, 1987; F de St. Pierre et al., 1999.) 1.36E e F). Os laticíferos podem apresentar duas formas: articulada e não articulada (ver Figura 23.12). Os laticiferos articulados recrutam células parenquimáticas adjacentes para a sua formação, e quando essas células digerem suas paredes de conexão, o látex move-se ao longo delas. Os laticíferos não articulados apresentam paredes relativamente finas, mas crescem e se ramificam sem a formação de paredes transversais, formando, portanto, um tubo multinucleado de condução de látex. As partículas de látex estão contidas em vacúolos diferenciados; os vacúolos dos laticíferos de Catharanthus roseus, assim como os vacúolos dos idioblastos, contêm alcaloides tóxicos (ver Figura 1.36F). O parênquima também pode se diferenciar em esclerênquima, que tem paredes secundárias espessas (Figura 1.37). As esclereídes procedem de parênquima de folhas, frutos (p. ex., pera) e flores (p. ex. camélia; ver Figura 1.37A). Eles muitas vezes possuem forma irregular ramificada (ver Figura 1.37B). Em alguns tecidos, seu desenvolvimento é dependente da exposição a estresses ambientais, como o vento e a chuva (ver Figura 1.37C e D). As fibras desenvolvem-se a partir do parênquima e formam estruturas alongadas de suporte com paredes secundárias espessas, tanto no tecido fundamental (ver Figura 1.37E) quanto no vascular (ver as fibras do floema na Figura 1.5). Elas podem ser as células mais longas de plantas superiores; por exemplo, as células de fibras da

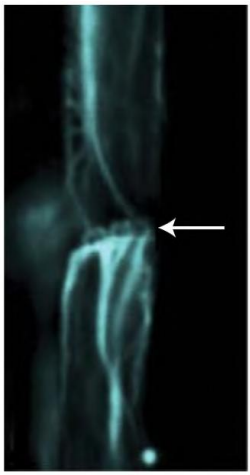
planta do Ramie podem ter 25 cm de comprimento! As células têm elevada resistência à tração, pois as paredes são enrijecidas com lignina após o alongamento, e não é de admirar que os seres humanos usem amplamente tais fibras, chamadas de fibras do floema. Durante o alongamento, as fibras são caracterizadas por muitos complexos de Golgi (ver Figura 1.37F), que secretam ativamente polissacarídeos, e grandes conjuntos paralelos de microtúbulos, participantes no alinhamento da deposição de celulose na membrana plasmática (ver Figura 1.37G). A membrana plasmática mostra uma estrutura peculiar em fibras em crescimento, mas o papel que essa estrutura desempenha na deposição de parede ou no alongamento é desconhecido. Poros especializados na parede secundária, chamados de pontoações,


(A)
Parede celular primária
Núcleo
(B)
(C)
10 µm
(D)
Parede em camadas
Citoplasma
1 µm

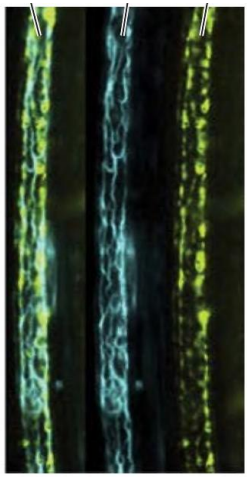
44 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal Fibras L= = = = > = > 500 nm Figura 1.37 Tecido fundamental com paredes primárias e secundárias espessas. (A) Diagrama do conjunto de esclereídes em vistas longitudinal e transversal. (B) Esclereíde que se desenvolveu a partir de uma célula de parênquima no mesofilo de uma pétala de Camellia sinensis. (C) Micrografia óptica das esclereídes pigmentadas em uma pétala de €. japonica na natureza, onde está sujeita ao vento e à chuva. (D) Micrografia óptica de esclereídes pigmentadas, em número muito reduzido, de uma pétala de C. japonica cultivada em comunicam as fibras vivas entre si. As pontoações com frequência são o local de campos de plasmodesmos. A presença de fibras, tanto em tecidos fundamentais quanto em vasculares, traz à tona o tema de como os diferentes tecidos são separados. No caule, o cilindro vascular pode ser preenchido com tecido fundamental, a medula, além de tecido vascular (ver Figura 1.54). Na raiz, o tecido fundamental situa-se entre o tecido dérmico e o sistema vascular e é chamado de parênquima cortical da raiz (ver Figura 1.5B). O limite entre as células do parênquima cortical e do sistema vascular é um tipo de célula especializada chamada de endoderme, que tem uma estria impregnada de suberina — a estria de Caspary. Como será descrito no Capítulo 6, a estria de Caspary, como a faixa de cutina sobre os tricomas de Abutilon, separa o apoplasto do parênquima cortical do apoplasto do tecido vascular. (6) 1 Ê (D) 200 um Ea é a! WA /A de estufa. (E) Diagrama de fibras em vistas longitudinal e transversal. (F) Micrografia eletrônica de Golgi (G; vista frontal) e microtúbulos (mt) de uma membrana plasmática (MP) em uma célula (fibra) ativamente envolvida na deposição de parede secundária, no álamo. (G) Micrografia eletrônica mostrando o alinhamento de microfibrilas (mf) de celulose da parede celular (PC) e microtúbulos (mt) no citoplasma (cit) de uma fibra envolvida na biossíntese da parede secundária. (B-D de Zhang et al., 2011; Fe G de Kaneda et al., 2010.) Os tecidos vasculares formam redes de transporte entre diferentes partes da planta As células do floema, que conduzem os produtos da fotossíntese das folhas para as raízes (ver Capítulo 11), são vivas na maturidade e apresentam paredes celulares não lignificadas. Elas incluem as células crivadas nas gimnospermas e os elementos de tubo crivado — que se dispõem de ponta a ponta para formar tubos crivados — nas angiospermas (Figura 1.38). Proteínas

especializadas são produzidas no floema, como a proteína P (ver Figura 1.38B). A rede de proteína P concentra-se nas paredes transversas, ou placas crivadas (ver Figura 1.38B e D), próximo ao RE. O RE desempenha uma função importante no desenvolvimento do floema, pois a cisterna do RE localizada em um plasmodesmo marca o local das mudanças futuras nas paredes transversais formando a grande abertura

(B) Placa crivada crivadas RE + proteína P Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 45 Proteína P RE (o) Elemento de tubo crivado Célula companheira Placa crivada Elemento de tubo crivado (angiospermas) Célula crivada (gimnospermas) (D) Placa 1 um abaixo da placa Placa parcial Placa Figura 1.38 Floema. (A) Diagrama de células crivadas do floema de gimnospermas e elementos de tubo crivado de angiospermas. (B) Micrografia de fluorescência da proteína P (SERBZ2; azul) e do RE (verde) em um elemento de tubo crivado maduro. Observe que a proteína P é indicada na placa crivada (seta no painel à esquerda), mas experimentos revelam que ela não obstrui a placa. (C) Micrografia eletrônica de um elemento de tubo crivado e uma célula companheira. Observe os agregados de proteína P fibrilar. (D) Corte transversal da placa crivada em Arabidopsis. Linha superior: cortes em série de uma placa crivada em etapas de 1 um. Existem vários poros abertos no centro da placa (painel da esquerda); em seguida, o lume enche com proteína P (painéis do 2 um abaixo da placa Plasmodesmos na placa 1 um seiva do elemento de tubo crivado (F) Plastídio centro e da direita). Segunda linha: quando o elemento de tubo crivado é cortado em ângulo com a placa, vários poros abertos são revelados (painéis da esquerda e do centro), alguns dos quais contêm múltiplos plasmodesmos (setas brancas no painel à direita, o qual é uma ampliação da área marcada no painel central). (E) RE liso em um elemento de tubo crivado. (F) Plastídios diferenciados em um elemento de tubo crivado maduro em contato direto com a seiva do tubo. (G) Disposição de mitocôndrias em relação ao restante do citoplasma de um corte transversal do elemento de tubo crivado maduro. (H) Ultraestrutura de mitocôndrias (asteriscos), com anel de proteína filamentosa em torno delas. (B-H de Froelich et al., 2011.)



5 µm



75 µm

46 Capítulo 1 « Arquitetura da Célula e do Vegetal (A) à] 7 "eroações areoladas o | () 06] Paredes ; secundárias Pontoações simples pe», (O I o [Paredes primárias & Placas de perfuração (paredes terminais) ss Y Elementos de vaso “—— Traqueídes Figura 1.39 Xilema. (A) Diagrama de duas traqueídes e um elemento de vaso. Os cortes transversais (no retângulo azul) revelam o espessamento da parede secundária em espiral (helicoidal) e anelar. (B) Diagrama de dois elementos de vasos, mostrando pontoações e placas de perfuração. (C) Desenvolvimento do xilema no álamo, visto em imagens de microscopia de fluorescência de microtúbulos e imagens de microscopia de campo claro dos anéis da parede secundária em desenvolvimento. Os microtúbulos se alinham com os anéis em desenvolvimento. (D) Colocalização de microtúbulos e complexos celulose sintase em um elemento de vaso em desenvolvimento no álamo. O painel superior mostra complexos de celulose sintase fluorescentes; o painel inferior mostra os microtúbulos fluorescentes na mesma célula. (E) Micrografia eletrônica de um trecho com microtúbulos e Golgi no desenvolvimento do xilema no pinheiro. (F) Tráfego de celulose sintase no desenvolvimento do xilema de álamo. O painel superior é uma micrografia de fluorescência de vesículas contendo celulose sintase, e o painel inferior é o sinal de fluorescência de feixes de actina na mesma célula. Há alguma colocalização ao longo das cadeias longitudinais de actina, indicando que os complexos de celulose sintase podem se deslocar pelo citoplasma em vesículas guiadas por actina. (G) Micrografia eletrônica de feixes de microfilamentos de actina, vesículas, túbulos (seta) e Golgi no desenvolvimento do xilema no pinheiro. (C, D e F de Wightman e Turner, 2008; E e G de Samuels et al., 2002.) (C) Microtúbulos Microscopia de campo claro fluorescentes (D) * Celulose-sintase Microtúlbulos Desenvolvimento Parede Banda de Membrana plasmática celular microtúbulos Era Golgi Mitocôndria 250 nm (F) Celulose sintase Actina Feixe de actina Golgi 500 nm da placa crivada. Os plasmodesmos podem ser vistos em corte tangencial de uma placa crivada em formação (ver Figura 1.38E). Tal como acontece com outros arranjos de plasmodesmos, a calose é depositada na placa crivada. O elemento de tubo crivado está conectado por campos de plasmodesmos, ou áreas crivadas, às células adjacentes, células companheiras (em angiospermas) e

células albuminosas (em gimnospermas). Como mostrado na Figura 1.38€, as organelas no elemento de tubo crivado maduro e na célula companheira são bastante diferentes. No elemento de tubo crivado, há REL abundante, mitocôndrias condensadas com uma estrutura limitante especializada e plastídios alterados (ver Figura 1.38E-G). Além disso, em algumas espécies, fibras e parênquima de reserva estão associados ao floema.

As células do xilema que conduzem água e sais minerais a partir da raiz, os elementos traqueais, não permanecem vivas na maturidade e consistem em traqueídes (em todas as plantas vasculares) e elementos de vaso, mais curtos (principalmente em angiospermas) (Figura 1.39). Os elementos de vaso empilham-se extremidade a extremidade para formar colunas largas (até 0,7 mm) chamadas de vasos. As células do protoxilema com paredes primárias começam a se diferenciar em elementos traqueais maduros, depositando paredes celulares secundárias com espessamento espiral de celulose e reforçadas com lignina. A celulose é alinhada em feixes por bandas de microtúbulos (ver Figura 1.39€, D e F) que se conectam com os complexos de celulose sintase na membrana plasmática (ver Figura 1.39D). Os filamentos de actina também participam na deposição de parede, guiando ativamente a secreção do Golgi para os locais de deposição de polissacarídeo (ver Figura 1.39E-G). Tal como acontece com as Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal 47 fibras, a deposição de parede secundária é caracterizada por ação ativa e abundante do Golgi (ver Figura 1.39F). Uma vez cessado o alongamento celular, grandes placas de perfuração surgem nas paredes das extremidades superior e inferior. As paredes secundárias laterais continuam a espessar, exceto nos pontos que continham as pontoações, que iniciam como campos de plasmodesmos e, por fim, tornam-se comunicações nas paredes partilhadas entre células adjacentes. As células das traqueídes e vasos morrem por um processo chamado de morte celular programada (ver Capítulo 19), deixando um feixe de tubos formados pelas paredes secundárias e conectados lateralmente por pontoações. Essas pontoações são importantes porque o fluxo através desses tubos estreitos depende da existência de uma corrente líquida contínua (ver Capítulos 4e 6). Se uma bolha de ar, ou embolia, é formada em um tubo, o fluxo pode ser desviado em torno da embolia nas pontoações para as células adjacentes. RESUMO Apesar da grande diversidade em forma e tamanho, todos os vegetais realizam processos fisiológicos semelhantes. Todos os tecidos e órgãos vegetais, assim como o organismo inteiro, mostram uma polaridade de crescimento, sendo derivada da polaridade axial ou radial da divisão celular dos meristemas. Processos vitais das plantas: princípios unificadores e Todas as plantas convertem a

energia solar em energia química. Elas usam o crescimento em vez da motilidade para obter recursos, têm sistemas vasculares, possuem estruturas rígidas e apresentam mecanismos para evitar a dessecação em ambientes terrestres. Elas se desenvolvem a partir de embriões sustentados e protegidos pelos tecidos da planta-mãe. Classificação das plantas e ciclos de vida e A classificação dos vegetais tem como base as relações evolutivas (Figura 1.1). e Os ciclos de vida das plantas alternam-se entre gerações diploides e haploides (Figura 1.2). Visão geral da estrutura vegetal e Todas as plantas compartilham um plano corporal comum (Figura 1.3). e Os três principais sistemas de tecidos presentes em todos os órgãos vegetais são: dérmico, fundamental e vascular (Figura 1.3). e Como consequência da presença de paredes celulares rígidas, o desenvolvimento vegetal depende exclusivamente de padrões de divisão celular e do aumento do volume da célula (Figura 1.4). e O citoplasma de células clonais está conectado por plasmodesmos, formando o simplasto, que permite o movimento de água e pequenas moléculas entre as células sem atravessar a membrana externa (Figura 1.4). e Quase todas as mitoses e citocineses ocorrem nos meristemas. e O crescimento secundário resulta no aumento da espessura de raízes e caules pela ação de meristemas especializados, o câmbio vascular e o câmbio suberoso (Figura 1.5). Organelas da célula vegetal e Além das paredes celulares e da membrana plasmática, as células vegetais possuem compartimentos derivados do sistema de endomembranas (Figura 1.6). e O sistema de endomembranas exerce um papel central nos processos de secreção, de reciclagem de membranas e no ciclo celular. e Os plastídios e as mitocôndrias são organelas semiautônomas de divisão independente, que não são derivadas do sistema de endomembranas. * A composição e a estrutura em mosaico fluido de todas as membranas plasmáticas permitem a regulação do transporte para dentro e para fora da célula e entre os compartimentos subcelulares (Figura 1.7). O sistema de endomembranas e O sistema de endomembranas conduz membrana e proteínas de carga para diversas organelas.

RESUMO

Apesar da grande diversidade em forma e tamanho, todos os vegetais realizam processos fisiológicos semelhantes. Todos os tecidos e órgãos vegetais, assim como o organismo inteiro, mostram uma polaridade de crescimento, sendo derivada da polaridade axial ou radial da divisão celular dos meristemas.

Processos vitais das plantas: princípios unificadores

- Todas as plantas convertem a energia solar em energia química. Elas usam o crescimento em vez da motilidade para obter recursos, têm sistemas vasculares, possuem estruturas rígidas e apresentam mecanismos para evitar a dessecação em ambientes terrestres. Elas se desenvolvem a partir de embriões sustentados e protegidos pelos tecidos da planta-mãe.

Classificação das plantas e ciclos de vida

- A classificação dos vegetais tem como base as relações evolutivas (**Figura 1.1**).
- Os ciclos de vida das plantas alternam-se entre gerações diploides e haploides (**Figura 1.2**).

Visão geral da estrutura vegetal

- Todas as plantas compartilham um plano corporal comum (**Figura 1.3**).
- Os três principais sistemas de tecidos presentes em todos os órgãos vegetais são: dérmico, fundamental e vascular (**Figura 1.3**).
- Como consequência da presença de paredes celulares rígidas, o desenvolvimento vegetal depende exclusivamente de padrões de divisão celular e do aumento do volume da célula (**Figura 1.4**).
- O citoplasma de células clonais está conectado por plasmodesmos, formando o simplasto, que permite o movimento de água e pequenas moléculas entre as células sem atravessar a membrana externa (**Figura 1.4**).
- Quase todas as mitoses e citocineses ocorrem nos meristemas.
- O crescimento secundário resulta no aumento da espessura de raízes e caules pela ação de meristemas especializados, o câmbio vascular e o câmbio suberoso (**Figura 1.5**).

Organelas da célula vegetal

- Além das paredes celulares e da membrana plasmática, as células vegetais possuem compartimentos derivados do sistema de endomembranas (**Figura 1.6**).
- O sistema de endomembranas exerce um papel central nos processos de secreção, de reciclagem de membranas e no ciclo celular.
- Os plastídios e as mitocôndrias são organelas semiautônomas de divisão independente, que não são derivadas do sistema de endomembranas.
- A composição e a estrutura em mosaico fluido de todas as membranas plasmáticas permitem a regulação do transporte para dentro e para fora da célula e entre os compartimentos subcelulares (**Figura 1.7**).

O sistema de endomembranas

- O sistema de endomembranas conduz membrana e proteínas de carga para diversas organelas.

48 Capítulo 1 e Arquitetura da Célula e do Vegetal e As membranas especializadas do envoltório nuclear são derivadas do retículo endoplasmático (RE), um componente do sistema de endomembranas (Figuras 1.8, 1.12, 1.13). O núcleo é o sítio de armazenamento, replicação e transcrição do DNA na cromatina, assim como o sítio da síntese de ribossomos (Figuras 1.9-1.11). O RE é um sistema de túbulos membranosos ligados que formam uma estrutura complexa e dinâmica (Figura 1.12). O RE rugoso está envolvido na síntese de proteínas que entram no lume do RE. O RE liso é o sítio de biossíntese de lipídeos (Figura 1.13). O RE forma íntima associação membranosa com outras organelas na célula e, assim, pode auxiliar na sua organização (Figura 1.14). O RE provê proteínas de membrana e de carga para outros compartimentos do sistema de endomembranas. A secreção de proteínas pelas células inicia no RE rugoso (Figuras 1.11, 1.16). e As glicoproteínas e os polissacarídeos destinados à secreção são processados no complexo de Golgi (Figuras 1.15, 1.16). Durante a endocitose, a membrana é removida da membrana plasmática pela formação de vesículas revestidas por clatrina (Figuras 1.16, 1.17). e A endocitose a partir da membrana plasmática permite a reciclagem de membranas (Figura 1.17). Os vacúolos exercem múltiplas funções e podem ter origem em rotas múltiplas de endomembranas. Organelas de divisão ou fusão independente derivadas do sistema de endomembranas e Oleossomos, peroxissomos e glioxissomos são capazes de crescer, proliferar-se ou fundir-se independentemente (Figuras 1.18, 1.19). Organelas semiautônomas de divisão independente e As mitocôndrias e os cloroplastos apresentam uma membrana interna e uma externa (Figuras 1.20, 1.21). e Os cloroplastos têm um sistema adicional de membranas internas, Os tilacoides, que contêm clorofilas e carotenoides. e Os plastídios podem conter altas concentrações de pigmentos ou de amido (Figura 1.22). e Os pró-plastídios passam por diferentes estágios de desenvolvimento para formar plastídios especializados (Figura 1.23). e Em plastídios e mitocôndrias, a fissão e a replicação do DNA são reguladas independentemente de divisão nuclear. O citoesqueleto vegetal e Uma rede tridimensional de polimerização e despolimerização da tubulina, que forma os microtúbulos, e da actina, que forma microfilamentos, organiza o citosol e é necessária para a vida (Figura 1.24). e A formação e a degradação de microfilamentos e de

feixes de microfilamentos são reguladas por várias proteínas acessórias (Figura 1.25). Microtúbulos possuem instabilidade dinâmica, mas podem se estabilizar ou se deslocar por movimento de esteira rolante na célula com o auxílio de proteínas acessórias (Figura 1.26). Motores moleculares ligam-se reversivelmente ao citoesqueleto e podem aprisionar ou direcionar o movimento de organelas (Figura 1.27). Durante a corrente citoplasmática, o fluxo de massa do citosol é acionado pelo arraste viscoso no caminho das organelas movidas por motores moleculares. A regulação do ciclo celular e O ciclo celular, durante o qual a célula replica seu DNA e se reproduz, consiste em quatro fases (Figura 1.28). e Ciclinas e quinases dependentes de ciclina (CDKs) regulam o ciclo celular, incluindo a separação de cromossomos metafásicos pareados (Figura 1.28). e O sucesso na mitose (Figuras 1.29, 1.30) e na citocinese (Figura 1.31) requer a participação de microtúbulos e do sistema de endomembranas. Tipos de células vegetais e O sistema dérmico abrange a epiderme, que possui vários tipos de células, incluindo células fundamentais (pavement cells), células-guarda e tricomas (Figura 1.32). e A diferenciação epidérmica inclui alterações no RE e plastídios, e plasmodesmos entre as células adjacentes (Figura 1.33). e O sistema fundamental é constituído por células do parênguima, que podem se diferenciar em vários tipos de células, distintas pela natureza das paredes celulares primárias e secundárias e pelo conteúdo vacuolar (Figuras 1.34-1.37). e As células do tecido vascular apresentam paredes secundárias espessas, extremidades perfuradas (placas de perfuração) e campos de pontoação gerados pela interação de organelas envolvidas na formação da parede celular durante o desenvolvimento (Figuras 1.38, 1.39).

- As membranas especializadas do envoltório nuclear são derivadas do retículo endoplasmático (RE), um componente do sistema de endomembranas (**Figuras 1.8, 1.12, 1.13**).
- O núcleo é o sítio de armazenamento, replicação e transcrição do DNA na cromatina, assim como o sítio da síntese de ribossomos (**Figuras 1.9-1.11**).
- O RE é um sistema de túbulos membranosos ligados que formam uma estrutura complexa e dinâmica (**Figura 1.12**).
- O RE rugoso está envolvido na síntese de proteínas que entram no lume do RE. O RE liso é o sítio de biossíntese de lipídeos (**Figura 1.13**).
- O RE forma íntima associação membranosa com outras organelas na célula e, assim, pode auxiliar na sua organização (**Figura 1.14**).
- O RE provê proteínas de membrana e de carga para outros compartimentos do sistema de endomembranas.
- A secreção de proteínas pelas células inicia no RE rugoso (**Figuras 1.11, 1.16**).
- As glicoproteínas e os polissacarídeos destinados à secreção são processados no complexo de Golgi (**Figuras 1.15, 1.16**).
- Durante a endocitose, a membrana é removida da membrana plasmática pela formação de vesículas revestidas por clatrina (**Figuras 1.16, 1.17**).
- A endocitose a partir da membrana plasmática permite a reciclagem de membranas (**Figura 1.17**).
- Os vacúolos exercem múltiplas funções e podem ter origem em rotas múltiplas de endomembranas.

Organelas de divisão ou fusão independente derivadas do sistema de endomembranas

- Oleossomos, peroxissomos e glioxissomos são capazes de crescer, proliferar-se ou fundir-se independentemente (**Figuras 1.18, 1.19**).

Organelas semiautônomas de divisão independente

- As mitocôndrias e os cloroplastos apresentam uma membrana interna e uma externa (**Figuras 1.20, 1.21**).
- Os cloroplastos têm um sistema adicional de membranas internas, os tilacoides, que contêm clorofilas e carotenoides.
- Os plastídios podem conter altas concentrações de pigmentos ou de amido (**Figura 1.22**).
- Os pró-plastídios passam por diferentes estágios de desenvolvimento para formar plastídios especializados (**Figura 1.23**).
- Em plastídios e mitocôndrias, a fissão e a replicação do DNA são reguladas independentemente de divisão nuclear.

O citoesqueleto vegetal

- Uma rede tridimensional de polimerização e despolimerização da tubulina, que forma os microtúbulos, e da actina, que forma microfilamentos, organiza o citosol e é necessária para a vida (**Figura 1.24**).
- A formação e a degradação de microfilamentos e de feixes de microfilamentos são reguladas por várias proteínas acessórias (**Figura 1.25**).
- Microtúbulos possuem instabilidade dinâmica, mas podem se estabilizar ou se deslocar por movimento de esteira rolante na célula com o auxílio de proteínas acessórias (**Figura 1.26**).
- Motores moleculares ligam-se reversivelmente ao citoesqueleto e podem aprisionar ou direcionar o movimento de organelas (**Figura 1.27**).
- Durante a corrente citoplasmática, o fluxo de massa do citosol é acionado pelo arraste viscoso no caminho das organelas movidas por motores moleculares.

A regulação do ciclo celular

- O ciclo celular, durante o qual a célula replica seu DNA e se reproduz, consiste em quatro fases (**Figura 1.28**).
- Ciclinas e quinases dependentes de ciclina (CDKs) regulam o ciclo celular, incluindo a separação de cromossomos metafásicos pareados (**Figura 1.28**).
- O sucesso na mitose (**Figuras 1.29, 1.30**) e na citocinese (**Figura 1.31**) requer a participação de microtúbulos e do sistema de endomembranas.

Tipos de células vegetais

- O sistema dérmico abrange a epiderme, que possui vários tipos de células, incluindo células fundamentais (*pavement cells*), células-guarda e tricomas (**Figura 1.32**).
- A diferenciação epidérmica inclui alterações no RE e plastídios, e plasmodesmos entre as células adjacentes (**Figura 1.33**).
- O sistema fundamental é constituído por células do parênquima, que podem se diferenciar em vários tipos de células, distintas pela natureza das paredes celulares primárias e secundárias e pelo conteúdo vacuolar (**Figuras 1.34-1.37**).
- As células do tecido vascular apresentam paredes secundárias espessas, extremidades perfuradas (placas de perfuração) e campos de pontoação gerados pela interação de organelas envolvidas na formação da parede celular durante o desenvolvimento (**Figuras 1.38, 1.39**).

MATERIAL DA INTERNET e Tópico 1.1 Organismos-modelo Certas espécies vegetais são amplamente utilizadas em laboratório para o estudo de sua fisiologia. Tópico 1.2 Identificação e classificação de plantas e o pensamento evolutivo A organização de como as plantas são identificadas começou por motivos utilitários, mas agora se baseia em relações evolutivas. Tópico 1.3 Anatomia da flor e o ciclo de vida das angiospermas A diferenciação celular das gerações gametofítica e esporofítica e suas contribuições para a estrutura da flor são consideradas. Tópico 1.4 O poro nuclear e as proteínas envolvidas na importação e na exportação nucleares Acredita-se que o poro nuclear seja revestido por uma malha de proteínas nucleoporinas não estruturadas e proteínas carregadas com GTP que efetuam a transferência para dentro e para fora do nucleoplasma. Tópico 1.5 As proteínas de sinalização usadas para selecionar proteínas para suas destinações A sequência primária de uma proteína pode incluir uma etiqueta para sua destinação final. e Tópico 1.6 As proteínas SNARES, Rabs e de revestimento medeiam a formação, a fissão e a fusão de vesículas Os modelos para os mecanismos de fissão e fusão de vesículas são apresentados. e Tópico 1.7 Os sítios de saída do RE (ERESs) e os corpos de Golgi estão interconectados A migração conjunta de ERESs e corpos de Golgi durante a corrente citoplasmática é mostrada em filmes. e Tópico 1.8 Vacúolos especializados em células vegetais As células vegetais contêm diversos tipos de vacúolos, que são dinâmicos e móveis, como mostrado por filmes. * Tópico 1.9 Movimento dirigido de organelas e corrente citoplasmática O movimento e a interação de organelas celulares da planta são mostrados com filmes. * Tópico 1.10 Movimento de microtúbulos e movimento mediado por microtúbulos em plantas As cinesinas motoras, as MAPs e a regulação da dinâmica dos microtúbulos durante o ciclo celular são discutidas. Leituras sugeridas Albersheim, P. Darvill, A., Roberts, K., Sederoff, R., and Staehelin, A. (2011) Plant Cell Walls: From Chemistry to Biology. Garland Science, Taylor and Francis Group, New York. Bell, K., and Oparka, K. (2011) Imaging plasmodesmata. Protoplasma 248: 9-25. Burch-Smith, T. M, Stonebloom, S., Xu, M., and Zambryski, P. C. (2011) Plasmodesmata during development: Reexamination of the importance of primary, secondary, and branched plasmodesmata structure versus function.

Protoplasma 248: 61-74. Burgess, J. (1985) An Introduction to Plant Cell Development. Cambridge University Press, Cambridge. Carrie, C, Murcha, M. W., Giraud, E., Ng, S. Zhang, M. F, Narsai, R., and Whelan, J. (2013) How do plants make mitochondria? Planta 237: 429-439. Chapman, K. D., Dyer, J. M, and Mullen, R. T. (2012) Biogenesis and functions of lipid droplets in plants: Thematic Review Series: Lipid droplet synthesis and metabolism: from yeast to man. J. Lipid Res. 53: 215-226. Griffing, L. R. (2010) Networking in the endoplasmic reticulum. Biochem. Soc. Trans. 38: 747-753. Gunning, B. E. S. (2009) Plant Cell Biology on DVD. Springer, New York, Heidelberg. Henty-Ridilla, J. L. Li,]., Blanchoin, L,, and Staiger, C.]J. (2013) Actin dynamics in the cortical array of plant cells. Curr. Opinion Plant Biol. 16: 678-687. Hu, J., Baker, A,, Bartel, B., Linka, N., Mullen, R. T., Reumann, S. and Zolman, B. K. (2012) Plant peroxisomes: biogenesis and function. Plant Cell 24: 2279-2303. Jones, R., Ougham, H., Thomas, H, and Waaland, S. (2013) The Molecular Life of Plants. Wiley-Blackwell, Oxford. Joppa, L. N., Roberts, D. L, and Pimm, S. L. (2011) How many species of flowering plants are there? Proc. R. Soc. B 278: 554-559. Leroux, O. (2012) Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. Ann. Bot. 110: 1083-1098. McMichael, C. M., and Bednarek, S. Y. (2013) Cytoskeletal and membrane dynamics during higher plant cytokinesis. New Phytol.197: 1039-1057. Miiller, S. Wright, A.J., and Smith, L. G. (2009) Division plane control in plants: new players in the band. Trends Cell Biol. 19: 180-188. Williams, M. E. (July 16, 2013). How to be a plant. Teaching tools in plant biology: Lecture notes. Plant Cell 25(7): DOI 10.1105/tpc.113.tt0718. Wasteneys, G. O., and Ambrose, J. C. (2009) Spatial organization of plant cortical microtubules: Close encounters of the 2D kind. Trends Cell Biol. 19: 62-71.

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 1.1 **Organismos-modelo** Certas espécies vegetais são amplamente utilizadas em laboratório para o estudo de sua fisiologia.
- Tópico 1.2 **Identificação e classificação de plantas e o pensamento evolutivo** A organização de como as plantas são identificadas começou por motivos utilitários, mas agora se baseia em relações evolutivas.
- Tópico 1.3 **Anatomia da flor e o ciclo de vida das angiospermas** A diferenciação celular das gerações gametofítica e esporofítica e suas contribuições para a estrutura da flor são consideradas.
- Tópico 1.4 **O poro nuclear e as proteínas envolvidas na importação e na exportação nucleares** Acredita-se que o poro nuclear seja revestido por uma malha de proteínas nucleoporinas não estruturadas e proteínas carregadas com GTP que efetuam a transferência para dentro e para fora do nucleoplasma.
- Tópico 1.5 **As proteínas de sinalização usadas para selecionar proteínas para suas destinações** A sequência primária de uma proteína pode incluir uma etiqueta para sua destinação final.
- Tópico 1.6 **As proteínas SNARES, Rabs e de revestimento medeiam a formação, a fissão e a fusão de vesículas** Os modelos para os mecanismos de fissão e fusão de vesículas são apresentados.
- Tópico 1.7 **Os sítios de saída do RE (ERESs) e os corpos de Golgi estão interconectados** A migração conjunta de ERESs e corpos de Golgi durante a corrente citoplasmática é mostrada em filmes.
- Tópico 1.8 **Vacúolos especializados em células vegetais** As células vegetais contêm diversos tipos de vacúolos, que são dinâmicos e móveis, como mostrado por filmes.
- Tópico 1.9 **Movimento dirigido de organelas e corrente citoplasmática** O movimento e a interação de organelas celulares da planta são mostrados com filmes.
- Tópico 1.10 **Movimento de microtúbulos e movimento mediado por microtúbulos em plantas** As cinesinas motoras, as MAPs e a regulação da dinâmica dos microtúbulos durante o ciclo celular são discutidas.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Estrutura do Genoma e Expressão Gênica fenótipo de uma planta é o resultado de três fatores principais: seu genótipo (todos os genes, ou alelos, que determinam as características da planta), o padrão de modificações epigenéticas de seu DNA (grupos químicos ligados a algumas das bases nitrogenadas do DNA que afetam a atividade gênica) e o ambiente em que vive. No Capítulo 1, foram revisados a estrutura fundamental e a função do DNA, seu empacotamento dentro de cromossomos e as duas fases principais da expressão gênica: transcrição e tradução. Neste capítulo, é discutido como a composição do genoma, além de seus genes, influencia a fisiologia e a evolução do organismo. Primeiro, são examinados a estrutura e a organização do genoma nuclear e os elementos extragene que ele contém. Em seguida, volta-se para os genomas citoplasmáticos que estão contidos dentro das mitocôndrias e dos plastídios. Também se discute sobre a maquinaria celular necessária para transcrever e traduzir os genes em proteínas funcionais, e é visto como a expressão gênica é regulada tanto transcricional como pós-transcricionalmente. Por fim, são introduzidas algumas das ferramentas utilizadas para estudar a função gênica, concluindo com uma discussão sobre o uso da engenharia genética na pesquisa e na agricultura. Organização do genoma nuclear Como discutido no Capítulo 1, o genoma nuclear contém a maioria dos genes necessários para as funções fisiológicas da planta. O primeiro genoma de uma espécie vegetal a ser completamente sequenciado foi o de uma pequena angiosperma dicotiledônea chamada Arabidopsis thaliana (arabidopse-do-tale ou erva-estrelada), em 2000. O genoma de 4. thaliana é composto por cerca de 157 milhões de pares de bases (157 Mpb), que são distribuídos ao longo de cinco cromossomos. Por outro lado, o genoma da espécie de monocotiledônea Paris japonica (japanese canopy) com o maior genoma conhecido, contém aproximadamente 150 bilhões de pares de bases (150.000 Mpb). Dentro de seu genoma nuclear, 4. thaliana possui cerca de 27.416 genes codificadores de proteínas e outros 4.827 genes que são ou pseudogenes (genes não funcionais) ou parte de transpósons (elementos de DNA móveis). O genoma de 4. thaliana também contém 1.359 genes que produzem RNAs não codificadores de proteínas (ncRNAs). Alguns desses ncRNAs incluem RNASs ribossômicos e de transferência; outros estão provavelmente

envolvidos na regulação da expressão gênica. Tanto os transpósons quanto os ncRNAs são discutidos em mais detalhes mais adiante neste capítulo.

O) genoma vegetal, no entanto, consiste em muito mais do que genes. Nesta seção, são examinadas a organização e a composição química do genoma. Em seguida, é visto como certas regiões do genoma correspondem a funções específicas. O genoma nuclear é compactado na cromatina O genoma nuclear é composto por moléculas de DNA que são enroladas em torno de histonas, formando estruturas em forma de contas, chamadas de nucleossomos (ver Capítulo 1). DNA e histonas, junto com outras proteínas que se ligam ao DNA, são referidos como cromatina (ver Figura 1.10). Dois tipos de cromatina podem ser distinguidos: eucromatina e heterocromatina. Historicamente, esses dois tipos foram distinguidos com base em sua aparência em microscopia óptica, quando corados com corantes específicos. A heterocromatina em geral é bem mais compactada e, portanto, mostra-se mais escura do que a eucromatina, menos condensada. A maioria dos genes que estão ativos transcricionalmente em uma planta está localizada dentro das regiões eucromáticas de um cromossomo, enquanto os genes localizados em regiões heterocromáticas são ou inativos ou silenciados, ao menos em muitos tecidos. O silenciamento completo de genes levará finalmente à acumulação de mutações que não implicam custos evolutivos (i.e. a mutação não ajuda nem inviabiliza o indivíduo) e tornam o gene extinto. Tais genes são exemplos de pseudogenes. Comparada com a eucromatina, a heterocromatina é relativamente pobre em genes. As regiões heterocromáticas incluem os centrômeros, diversas saliências (knobs) e as regiões imediatamente Figura 2.1 Marcadores cromossômicos, incluindo centrômeros, telômeros e regiões organizadoras do nucléolo (RONSs), podem ser usados para identificar cromossomos individuais. Cada linha mostra os dez pares de cromossomos de uma linhagem endogâmica de milho diferente (Zea mays; cinco linhas comuns são mostradas aqui, de A188 a B73). As sequências de DNA (sondas), complementares para certos marcadores cromossômicos, foram marcadas com fluorocromo e hibridizadas com as preparações cromossômicas. Os centrômeros podem ser vistos como pontos verdes próximos da região mediana dos cromossomos, as regiões organizadoras do nucléolo, como uma área verde maior, sobre o cromossomo 6, e os telômeros, como tênues pontos vermelhos, mais claramente visíveis no topo dos

cromossomos 2 a 4. As áreas maiores destacadas em azul são regiões heterocromáticas específicas. (De Kato et al., 2004.)
adjacentes aos telômeros, ou extremidades dos cromossomos, conhecidas como regiões subteloméricas. As estruturas heterocromáticas com frequência são formadas por sequências de DNA altamente repetitivas, ou repetições em série (tandem repeats): blocos de motivos de nucleotídeos, com cerca de 150 a 180 pb, que se repetem várias vezes. Uma segunda classe de repetições é a das repetições dispersas. Um tipo de repetição dispersa é conhecido como sequência simples repetida (SSR, de simple sequence repeat), ou microssatélite. Essas repetições são compostas por motivos de sequências que têm entre 2 e 6 nucleotídeos de comprimento, que se repetem centenas ou mesmo milhares de vezes. Outro grupo dominante de repetições dispersas encontrado na heterocromatina é o de transpósons. Centrômeros, telômeros e regiões organizadoras do nucléolo contêm sequências repetitivas Os mais proeminentes marcadores estruturais nos cromossomos são os centrômeros, os telômeros e as regiões organizadoras do nucléolo. Essas regiões contêm sequências repetitivas de DNA que podem ser visíveis por hibridização in situ fluorescente (FISH, fluorescent in situ hybridization), uma técnica que utiliza sondas moleculares marcadas com fluorescência — normalmente fragmentos de DNA — que se ligam especificamente a uma sequência a ser identificada (Figura 2.1). Centrômeros são constrições dos cromossomos onde as fibras do fuso se fixam durante a divisão celular. A fixação das fibras ao centrômero é mediada pelo cinetocoro, um complexo de proteínas que circunda o centrômero (ver Capítulo 1). Centrômeros consistem em regiões de DNA altamente repetitivas incluindo repetições em série e/ou transpósons inativos. Embora essas sequências repetitivas com frequência tenham entre 150 e 180 pb de comprimento, o tamanho dos centrômeros de plantas pode alcançar de centenas de pares de kilobases a muitos pares de megabases de comprimento. Por causa do comprimento e da repetitividade dos centrômeros, tem sido difícil para os cientistas genômicos determinar sua sequência exata, mesmo na era atual dos sequenciamentos completos de genomas. Telômeros são sequências localizadas nas extremidades de cada cromossomo. Eles agem como “quepes” (caps) nas extremidades do cromossomo, impedem a perda de DNA durante sua replicação e inibem a fusão terminal entre cromossomos mediada via mecanismos de reparo por quebra

de fita dupla. As moléculas de RNA que compõem os ribossomos (rRNA) são transcritas a partir de regiões organizadoras do nucléolo (RONSs). Como os ribossomos são compostos principalmente de TRNA e pro

teínas, e já que muitos ribossomos são necessários para a tradução, não é surpresa que as RONSs contenham centenas de cópias repetidas de cada gene de rRNA. Dependendo da espécie vegetal, uma ou várias RONs estão presentes no genoma (o milho tem uma no cromossomo 6; ver Figura 2.1). Devido à sua natureza repetitiva e ao seu alto conteúdo GC, as RONs podem ser vistas ao microscópio óptico (após coloração) e, assim, podem servir como marcadores específicos de cromossomos. Marcadores cromossômicos como esses foram utilizados por geneticistas pioneiros para mapear características fenotípicas em regiões cromossômicas específicas. Apesar de sua natureza repetitiva, o rIDNA (DNA que codifica rRNA) é ativamente transcrito. A estrutura proeminente denominada nucléolo (ver Figura 1.4) consiste no rDNA de RON, nas proteínas que transcrevem o rDNA e processam transcritos primários do rRNA para a montagem dos ribossomos, e nos ribossomos imaturos recém-montados.
Transpósons são sequências móveis dentro do genoma Um tipo dominante de DNA repetitivo dentro das regiões heterocromáticas do genoma é o transpóson. Transpósons, ou elementos transponíveis, são também conhecidos como “genes saltadores”, porque alguns deles têm a capacidade de inserir uma cópia de si mesmos em um novo local dentro do genoma. Existem duas grandes classes de transpósons: os retroelementos, ou retrotranspósons (Classe 1), e os transpósons de DNA (Classe 2). Essas duas classes são distinguidas por seu modo de replicação e de inserção em um novo local (Figura 2.2). Os retrotranspósons fazem uma cópia de RNA de si mesmos, que é reversamente transcrita em DNA, antes de ser inserida em outras partes do genoma (ver Figura 2.2A). Como normalmente não deixam sua localização original, mas geram cópias adicionais de si mesmos, retrotranspósons ativos tendem a se multiplicar dentro do genoma. O conteúdo do genoma derivado de retrotranspósons varia amplamente entre as espécies. No espruce-da-noruega (Picea abies), os retrotranspósons compõem cerca de 58% do genoma, enquanto, na utriculária carnívora (Utricularia gibba), os retrotranspósons não ocupam mais do que aproximadamente 2,5% do genoma. Transpósons de DNA, ao contrário, movem-se de uma posição para outra, usando um mecanismo de “corta e cola”, catalisado por uma enzima que é codificada dentro da sequência do transpóson. Essa enzima, a

transposase, corta o transpóson e o insere em outras partes do genoma, em muitos casos mantendo constante o número total de cópias do transpóson (ver Figura 2.2B). A transposição em um gene pode resultar em mutações. Se um transpóson acopla-se dentro de uma região codificadora, o gene pode ser inativado. A inserção de um transpóson próximo a um gene também pode alterar o padrão de expressão gênica. Por exemplo, o transpóson pode perturbar os elementos reguladores normais do gene, Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 53 (A) Retrotranspósons (elementos transponíveis de Classe 1) Nova cópia do DNA do genoma Retrotranspóson retrotranspóson | o oo mm To RNA intermediário ED" Transcriptase Inserção reversa | | E. (B) Transpósons de DNA (elementos transponíveis de Classe 2) DNA do genoma Transpóson | Excisão Transpóson excisado E (DNA) » Inserção = ED TO “ETR E stJ—Nova localização do transpóson Figura 2.2 As duas classes principais de transpósons diferem em seu modo de transposição. (A) Os retrotranspósons movem-se por meio de um RNA intermediário. (B) Os transpósons de DNA movem-se usando um mecanismo de “corta e cola” (cut-and-paste). impedindo a transcrição ou, já que os transpósons com frequência carregam promotores, aumentando sua transcrição. A capacidade mutagênica dos transpósons pode desempenhar um papel importante na evolução do genoma do hospedeiro. Um baixo nível de mutagênese pode levar a novas variações em um indivíduo, que podem ser passadas para a próxima geração. Se a taxa de transposição é alta, entretanto, resultando em indivíduos com muitas mutações, ao menos algumas delas provavelmente serão deletérias e poderão diminuir a aptidão (fitness) geral da espécie. Plantas e outros organismos parecem ser capazes de regular a atividade de transpósons por meio da metilação do DNA e de histonas. Como será visto mais adiante neste capítulo, esses mesmos processos são usados para reprimir a transcrição em regiões heterocromáticas do genoma. À medida que mais sequências de DNA genômico se tornaram disponíveis, os cientistas têm percebido um grande número de transpósons altamente metilados em regiões heterocromáticas. É a metilação dos transpósons que causa a formação da heterocromatina em determinado local?

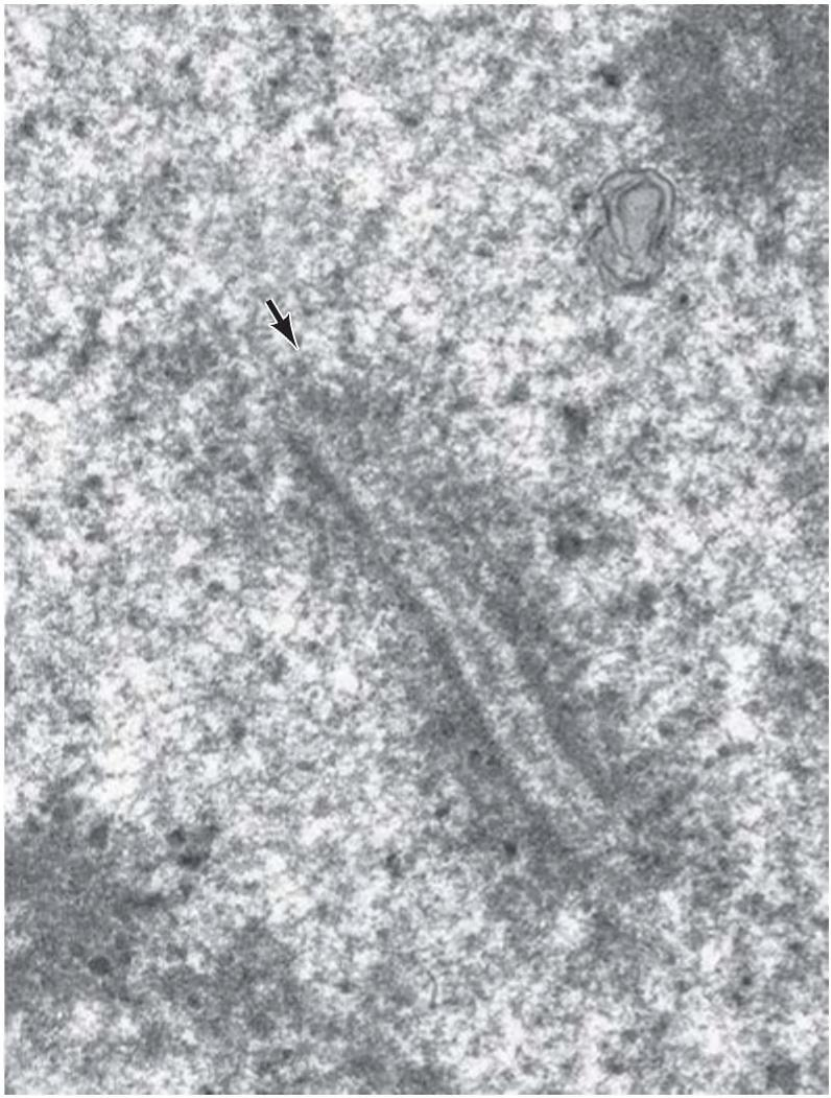
(A) (B) Figura 2.3 A perda de metilação pode levar a mutações à medida que os transpósons não metilados tornam-se ativos. Uma mutação chamada diminuição na metilação do DNA (ddm1, decrease in dna methylation) ocasiona hipometilação (metilação diminuída) de transpósons endógenos. A mutação clam, que surgiu em um mutante ddmf, é o resultado da inserção de um transpóson no gene DWARF4 (DWF4), que é necessário para a biossíntese do hormônio de crescimento brassinosteroide. (A) Mutante clam transpóson-induzido (à esquerda) ao lado do tipo selvagem, em Arabidopsis. (B) Mutante clam sem (à esquerda) e com (à direita) um setor que foi revertido para o fenótipo do tipo selvagem, depois que o transpóson “saltou para fora” do gene DWFA4. (De Miura et al., 2001.) Ou eles tornam-se metilados porque estão presentes em regiões heterocromáticas? Estudos de mutantes incapazes de manter a metilação do genoma têm mostrado que uma perda lenta da metilação ao longo de gerações pode ativar transpósons dormentes e aumentar a frequência de mutações transposicionais (Figura 2.3). Essa atividade de transpóson pode diminuir consideravelmente a aptidão da prole. Portanto, a metilação e a formação de heterocromatina parecem desempenhar papéis importantes na estabilidade do genoma. A organização cromossômica não é aleatória no núcleo interfásico Durante a interfase do ciclo celular, os cromossomos descondensam-se. Entretanto, os cromossomos interfásicos não estão organizados ao acaso ou entrelaçados uns com os outros como um prato de espaguete; ao contrário, cada cromossomo ocupa uma localização discreta no núcleo ME Centrômero o Envoltório nuclear Braço do cromossomo / Telômero da Setor revertido chamada de território cromossômico. Os cromossomos em espécies com genomas maiores orientam seus cromossomos de tal modo que os centrômeros e os telômeros de cada cromossomo estejam em polos opostos do núcleo, uma conformação conhecida como configuração de Rabl, nome em homenagem ao cientista Austríaco Carl Rabl, que propôs pela primeira vez tal arranjo em 1885 (Figura 2.44). Entretanto, cromossomos em plantas com genomas menores, como Arabidopsis, não adotam a configuração de Rabl, mas parecem agrupar seus telômeros em volta do núcleo em uma formação tipo roseta (Figura 2.4B). Por um longo tempo, os cientistas tentaram determinar se o

arranjo dos cromossomos durante a interfase afeta a expressão gênica, porém, até o momento, essa questão não está resolvida. A meiose divide o número de cromossomos e permite a recombinação dos alelos No Capítulo 1, foram discutidos os eventos durante a divisão celular mitótica. Durante a produção de gametas, as células são divididas como durante a mitose, mas com muitas diferenças importantes. Durante a primeira divisão meiótica, o DNA é trocado entre os cromossomos homólogos antes que os cromossomos sejam separados nas células-filhas, resultando na recombinação do material genético (recombinação meiótica) (Figura 2.5). A segunda divisão meiótica separa as cromátides-irmãs, resultando em quatro células-filhas por célula original. Como a meiose envolve duas divisões celulares, mas com uma única etapa de replicação do DNA, cada célula-filha tem metade do material genético da célula original; uma planta diploiVolta da cromatina) VÁ Nucléolo Figura 2.4 Arranjos cromossômicos no núcleo interfásico. (A) Configuração Rabl dos cromossomos, onde os centrômeros e os telômeros de todos os cromossomos distanciam-se uns dos outros. (B) Configuração dos cromossomos em roseta, onde os telômeros estão orientados diretamente ao nucléolo. (De Tiang et al., 2012.)

| 6 / = = = — Coesinas E Membrana A nuclear Su Leptóteno Quatro núcleos-filhos = O MM DE INÍCIO Meiose Il esa 2º» ú Q PY q A Sso o o) É Anáfase | "4 NEAR? Metáfase II Prófase II + 0) ND; De cs BE tt" NV Figura 2.5 Meiose masculina em Arabidopsis. A ilustração mostra o estado cromossômico em cada estágio para somente um cromossomo. A prófase 1 inicia no estágio de leptóteno e vai para a diacinese. Ver texto para detalhes. Setas no zigóteno da prófase | indicam áreas visíveis do pareamento cromossômico; na diacinese da prófase ME Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 55 Diplóteno | Quiasma Meiose | Sosooº Metáfase | Placa metafásica Telófase | Anáfase | see, |, as setas indicam o quiasma e as pontas de setas indicam os centrômeros. As coesinas são proteínas que mantêm unidas as cromátides-irmãs. Complexos sinaptonêmicos são complexos proteicos que se formam entre os homólogos. (Micrografias por Wuxing Li, de Ma, 2005; diagramas de Grandont et al., 2013.)

56 Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica de (2n) produz gametas haploides (1n). Isso é denominado redução meiótica. A primeira fase principal na meiose, a prófase, está dividida em cinco estágios: leptóteno, zigóteno, paquíteno, diplóteno e diacinese. Durante o leptóteno, as regiões homólogas entre os pares de cromossomos homólogos começam a se associar umas com as outras e a recombinação meiótica é iniciada com o auxílio de muitas proteínas específicas. Uma vez identificadas as regiões homólogas, os cromossomos homólogos começam a se parear durante o zigóteno e formam os complexos sinaptonêmicos (Figura 2.6), que finalmente aparecem continuamente ao longo do comprimento de cada par cromossômico. Cromossomos pareados também são referidos como bivalentes. Para o final do paquíteno, os cromossomos condensaram-se o suficiente para serem vistos no microscópio como filamentos distinguíveis (ver Figura 2.5). A permuta (a troca de DNA entre homólogos) inicia durante o paquíteno, e as junções visíveis no diplóteno, também denominadas quiasmas, podem ser vistas entre os cromossomos homólogos. Os quiasmas estão finalizados (i.e. a troca de DNA está completa) ao final do diplóteno e no início da diacinese. Nesse ponto, os cromossomos condensam-se e os centrômeros parecem distanciar-se um do outro, enquanto as regiões terminais dos cromossomos homólogos ainda mantêm contato entre os homólogos. A membrana nuclear rompe-se ao final da diacinese. Durante a metáfase I, os homólogos ainda pareados alinham-se na placa metafásica, onde as fibras do fuso aderem a cada centrômero via cinetocoro Figura 2.6 Complexo sinaptonêmico em Arabidopsis. A ponta da seta indica o complexo sinaptonêmico parcial durante o paquiíteno. (Micrografias por L. Timofejeva, de Ma, 2005.) proteico. Na anáfase I, os pares homólogos separam-se com o auxílio das fibras do fuso puxando os homólogos para os polos opostos. As cromátides-irmãs permanecem aderidas entre si durante a anáfase I. Durante a telófase 1, os cromossomos devem descondensar-se, como no caso de Arabidopsis, ou, em algumas plantas, permanecem condensados e movem-se rapidamente no decorrer da prófase Il para a metáfase II. Durante essas fases, os cromossomos alinham-se novamente na placa metafásica, e as fibras do fuso fixam-se nos centrômeros. Na anáfase II, as cromátides-irmãs separam-se e são puxadas para os polos. Os cromossomos começam a descondensar-se durante a

telófase IL e quatro núcleos haploides são formados. A citocinese produz, então, quatro células separadas. No caso da meiose masculina nas angiospermas, estas quatro células são os micrósporos, que permanecem juntos em um conjunto denominado tétrade. Mais tarde, a tétrade libera os quatro micrósporos, que sofrem mitose para produzir polens maduros (o gametófito masculino). No caso da meiose feminina nas angiospermas, somente uma das células-filhas sobrevive, originando o megásporo. O megásporo finalmente passa por mitose e produz oito núcleos haploides, que formam o gametófito feminino. Poliploides contêm múltiplas cópias do genoma completo O nível de ploidia — o número de cópias do genoma inteiro de uma célula — é outro aspecto importante da estrutura do genoma que pode ter implicações tanto para a fisiologia quanto para a evolução. Em muitos organismos, mas especialmente em plantas, o genoma diploide inteiro (2n) pode sofrer uma ou mais rodadas adicionais de replicação, sem sofrer citocinese (ver Capítulo 1), tornando-se poliploide. Se a poliploidia está restrita a tecidos somáticos, o termo utilizado para descrever esse estado é endopoliploidia. Exemplos de poliploidia são as glândulas salivares em Drosophila e as células hepáticas em seres humanos. Nas plantas, a endopoliploidia com frequência ocorre em células foliares completamente diferenciadas. Se uma duplicação genômica em uma célula somática acontece em uma célula germinativa (gametas), uma geração uniformemente poliploide pode resultar daí. A poliploidia não é um evento raro, nem é normalmente associada a mutação ou doença. Na verdade, a poliploidia é um evento comum que ocorre ao menos uma vez em todas as linhagens de angiospermas. A evidência para eventos múltiplos de poliploidização pode ser encontrada em muitos genomas de plantas, porém é interessante que duplicações genômicas parecem ser menos comuns em gimnospermas. Duas formas de poliploidia são distinguidas: autopoliploidia e alopoliploidia. Autopoliploides contêm múltiplos de genomas completos de uma única espécie, enquanto alopoliploides contêm múltiplos de genomas completos derivados de duas ou mais espécies distintas. Ambos os tipos de poliploidias podem resultar da meiose incompleta durante a gametogênese. Durante a



Espécie B (2n) h] | pe Gametas (1) dp 1) (UR) (UR) (UR) E B) Triploide (Gn) (UR) (UR) Autopoliploide 'Alopoliploide (4n) (4n) meiose normal, os cromossomos de uma célula reprodutiva diploide sofrem replicação do DNA, seguida por duas rodadas de divisão (meiose I e meiose Il), produzindo quatro células haploides (ver Figura 2.5). Se a duplicação de cromossomos não for seguida pelas duas rodadas de divisão celular durante a meiose, podem ser formados gametas não reduzidos diploides. Em uma espécie ou em um indivíduo formado por autofecundação, se uma oosfera diploide for fecundada por uma célula espermática diploide, o zigoto resultante irá conter quatro cópias de cada cromossomo e será dito ser autotetraploide (Figura 2.7A). Da mesma forma, se a divisão celular não ocorrer após a duplicação dos cromossomos durante a mitose, as células tornar-se-ão autotetraploides (Figura 2.7B). Ambos os tipos de erro, durante a meiose ou a mitose, ocorrem espontaneamente nas plantas em frequências variáveis dependendo da espécie. Figura 2.7 A poliploidia surge por duplicação do genoma. (A) A fusão de gametas diploides não reduzidos da mesma espécie diploide resultam em um autotetraploide. (B) A duplicação genômica espontânea também pode resultar em um autotetraploide. (C) A fusão de uma célula espermática de uma espécie e da oosfera de outra espécie resulta em um híbrido diploide interespecífico. (D) Em casos raros, um híbrido interespecífico pode produzir gametas diploides híbridos não reduzidos, que, se fusionados com outro gameta híbrido não reduzido, produziriam um alopolipoide. (E) Um híbrido interespecífico também pode, em casos raros, passar por duplicação genômica espontânea nas células somáticas, levando a um alopoliploide. (F) A fusão de gametas diploides de duas espécies diferentes resulta em um alopoliploide. (G) A fusão de um gameta haploide normal com um gameta diploide formado acidentalmente leva primeiro a um indivíduo triploide, que (se fértil de fato) pode produzir ambos os gametas, haploides e diploides (não reduzidos). A fusão de dois gametas diploides, então, resulta em um autotetraploide, como mostrado em (H). Essa rota para a poliploidia é denominada ponte triploide. (UR, gametas não reduzidos, de unreduced gametes.) (De Bomblies e Madlung, 2014.)

Os alopoliploides em geral se formam de duas maneiras: (1) Uma célula espermática haploide de uma espécie e uma oosfera haploide de outra espécie podem formar um híbrido diploide interespecífico (Figura 2.7C). A meiose nessas plantas costuma faltar, mas pode levar a gametas raros duplicados, o que pode produzir o alopoliploide (Figura 2.7D). Além disso, se células híbridas acidentalmente suprimirem a divisão celular, tornam-se alopoliploides espontaneamente (Figura 2.7E). Esse tipo de alopoliploidização é denominado duplicação somática e pode acontecer em um zigoto híbrido ou mais tarde, nos tecidos vegetativos ou reprodutivos da planta híbrida. (2) Gametas diploides de duas espécies diferentes podem se unir para formar um zigoto tetraploide. Os gametas diploides podem vir tanto de tetraploides parentais, que sofreram meiose normal, quanto de diploides parentais, em que faltou a meiose normal reducional (Figura 2.7F). O último evento é conhecido como não redução gamética. Mostarda-preta BB Brassica nigra BBCC Brassica carinata AABB O, Brassica juncea AACC Brassica RE Brassica napus Sementes de canola Couve-flor, brócolis, couve comum e o, Mostarda-da-índia com sementes oleaginosas, do N S-o- € ms rapa Couve-chinesa, acelga-chinesa Os híbridos diploides interespecíficos ocorrem naturalmente, mas em geral são estéreis, pois seus cromossomos não podem se emparelhar corretamente durante a prófase I meiótica (ver Figura 2.5). Outra rota para a poliploidia estável é a chamada via ponte triploide, que demanda um processo de duas etapas. Primeiro, um gameta reduzido fusiona-se com um gameta não reduzido, resultando em um indivíduo triploide (Figura 2.76). É mais provável que esse indivíduo produza gametas não reduzidos por ele mesmo (alguns 2n e alguns 1n), e, por isso, é mais provável produzir uma prole tetraploide quando seus gametas se fusionam com outro gameta (2n) não reduzido (Figura 2.7H). Um exemplo clássico da natureza em que várias espécies do mesmo gênero produziram proles alopoliploides se origina da família das mostardas, Brassicaceae (Figura 2.8). Diferentemente da ocorrência natural da duplicação genômica, a poliploidia também pode ser induzida artificialmente pelo tratamento com colchicina, que é derivada do açafrão-do-outono (Colchicum autumnale). A colchicina inibe a formação de fibras do fuso e impede a divisão

celular, mas não interfere na replicação do DNA. O tratamento com colchicina, portanto, resulta em um núcleo indivisível, contendo várias cópias do genoma. A falta de fertilidade em híbridos interespecíficos está em contraste gritante com o fenômeno conhecido como vigor híbrido ou heterose: o aumento do vigor, frequentemente observado nos descendentes de cruzamentos entre duas variedades puras da mesma espécie vegetal. A heterose pode contribuir para a formação de plantas maiores, maior biomassa e maior produtividade nas culturas agrícolas. As respostas fenotípicas e fisiológicas à poliploidia são imprevisíveis A noção general de que autopoliploides são maiores do que seus progenitores diploides nem sempre é verdadeira. Por exemplo, quando exemplares de milho com o mesmo padrão genético, mas diferente nível de ploidia, foram comparados, verificou-se que a altura das plantas aumentou do haploide para o diploide, mas diminuiu com novos aumentos no nível de ploidia (Figura 2.9A). Uma hipótese para explicar o maior vigor de alguns autopoliploides, comparados com tipo canola Figura 2.8 Três espécies comuns de plantas na família da mostarda (Brassicaceae) têm cruzado entre si, na natureza, formando novas espécies alotetraploides. Suas relações estão retratadas no chamado “triângulo do U”, em homenagem ao cientista coreano Nagaharu U. Os três vértices do triângulo mostram espécies diploides de Brassica. Cada uma das três espécies pode cruzar com as outras duas formando novos alopoliploides.

(A) (B) À Máxima E os heterozigosidade õ Re s Máxima homozigosidade > Diploide Incremento na ploidia Figura 2.9 (A) Série de ploidias no milho. Plantas com uma mesma idade são mostradas da esquerda para a direita: haploide, diploide, triploide e tetraploide. No milho endogâmico, a autopoliploidia correlaciona-se com vigor reduzido em comparação com o diploide. Cada subdivisão preta ou branca, na escala, mede 20 cm. (B) Uma visão generalizada da relação entre o vigor da planta e o nível de ploidia. Com o aumento da ploidia, o vigor da planta aumenta apenas nas plantas cujo nível geral de heterozigosidade também aumenta, devido a um maior número de diferentes alelos por genoma (linha vermelha). Por outro lado, o incremento na ploidia, em plantas homozigóticas ou puras, está correlacionado com a diminuição do vigor geral da planta (linha azul). (A cortesia de E. Himelblau; B adaptada de um diagrama cortesia de J. Birchler.) seus progenitores diploides, é que o vigor vegetal aumenta com o aumento da ploidia somente se o hibridismo (heterozigose) também aumentar. Se, ao contrário, o nível de homozigose aumentar em plantas com o aumento do nível de ploidia (por meio de endogamia), seu vigor diminui (Figura 2.9B). Os alopoliploides diferem de seus progenitores diploides parentais em dois modos principais: 1. Seus genomas, como nos autopoliploides, são duplicados. 2. Eles são híbridos entre duas espécies diferentes. Portanto, ao comparar alopoliploides com seus progenitores, é difícil determinar se as diferenças fenotípicas observadas são devidas à duplicação do genoma ou à hibridização. Os dados atuais sugerem que a hibridização tem uma contribuição maior do que a duplicação do genoma para a divergência da prole alopoliploide de seus progenitores. Os alopoliploides — muito comuns entre plantas agronoCapítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 59 micamente importantes — são, em geral, mais vigorosos ou apresentam maior produtividade do que suas espécies parentais. Exemplos desses alopoliploides incluem canola, cultivares de couve, café, algodão, trigo, centeio, aveia e cana-de-açúcar. Independentemente de como os alopoliploides surgem, a fusão de dois genomas divergentes tem muitas consequências, embora ainda não esteja claro se existe um conjunto comum de respostas em todas as espécies durante ou imediatamente após a alopoliploidização. Algumas das mudanças genéticas observadas em alopoliploides

recém-formados, em comparação com seus progenitores, são as seguintes: * Reorganização do genoma, incluindo perda ou ganho de sequências de DNA * Mudanças nas modificações epigenéticas e Mudanças na atividade transcricional dos genes º Variabilidade no uso dos éxons (processamento alternativo) * Aumento na frequência de recombinação meiótica º Ativação de elementos transponíveis previamente dormentes pela perda do silenciamento gênico As mudanças na atividade transcricional entre espécies parentais e espécies alopoliploides no nível genômico (opondo-se a um gene de cada vez) têm sido estudadas utilizando-se análise por microarranjo e sequenciamento de RNA em massa, duas técnicas que serão discutidas mais tarde neste capítulo. É provável que modificações epigenéticas, incluindo metilação de DNA e histonas e acetilação das histonas, sejam responsáveis por muitas dessas mudanças. Devido à natureza não previsível das mudanças genômicas nos poliploides, respostas fisiológicas à poliploidia podem variar entre indivíduos do mesmo cruzamento. Ao contrário da maioria das mudanças fenotípicas não previsíveis devido à alopoliploidia, alguns fenótipos geralmente associados à autopoliploidia têm maior diâmetro da flor, maior tamanho dos estômatos e, em Arabidopsis, maior resistência ao estresse salino. A poliploidia leva a múltiplas cópias redundantes dos genes no genoma. Quando a evolução atua sobre os genes duplicados, uma cópia pode ser perdida ou funcionalmente alterada, enquanto a outra retém sua função original. Cópias de genes duplicados também podem adotar padrões de expressão que são tecido-específicas. Esse processo é conhecido como subfuncionalização. A análise do genoma mostra que, mesmo em muitas espécies diploides, há clara evidência de duplicação do genoma na história evolutiva da espécie. Nesses casos, uma subsequente perda gradual de DNA levou a um retorno ao estado do tipo diploide (Figura 2.10). Espécies que mostram sinais de duplicações do genoma ancestral, seguidos pela perda de DNA, são conhecidas como paleopoliploides e incluem Arabidopsis, milho e espécies de Brassica. A poliploidia está em evidente contraste com uma condição chamada aneuploidia. Aneuploides são organismos

1. Um ancestral comum origina duas espécies diploides diferentes, AA e BB. / Formação | acidental dE gametas 2n 2. A fusão de gametas haploides normais A e B pode levar à formação RR a de um híbrido interespecífico. Esses híbridos podem ser viáveis, mas geralmente são estéreis. Se sofrerem duplicação espontânea do genoma, podem dar origem a alotetraploides. Atari AAAA 4. A perda de genes duplicados ao 3. Formação acidental e fusão de gametas diploides podem levar à formação de um auto ou alotetraploide. Diploidização longo do tempo evolutivo pode resultar em lenta diploidização, na qual poliploides voltam a um estado do tipo diploide. Figura 2.10 Continuum na evolução das espécies poliploides. Diploides podem dar origem a autopoliploides ou alopoliploides pelos mecanismos descritos na Figura 2.5. Poliploides podem reverter para um estado do tipo diploide pela perda gradual de DNA, incluindo genes duplicados, ao longo da escala evolutiva. A cor lilás, delimitando as elipses, representa os núcleos de uma espécie; os círculos coloridos dentro dos núcleos representam genomas inteiros. (De Comai, 2005.) cujos genomas contêm mais ou menos cromossomos individuais (e não conjuntos de cromossomos inteiros) do que o normal. Esses estados são conhecidos como trissomias, se um tipo de cromossomo é triplicado, ou monossomias, se apenas um cromossomo de determinado tipo está presente. Em seres humanos e em muitos animais, a aneuploidia normalmente leva à morte ou a graves problemas fisiológicos, como a síndrome de Down (trissomia do 21). Plantas aneuploides, embora muitas vezes distintas fenotipicamente das plantas normais (euploides), em geral são viáveis. Em poliploides, os efeitos de aneuploidia podem ser mascarados por cromossomos adicionais no genoma. é» a Especiação EPE Rs AA Diploide ancestral Pancamaçdo normal (00) Diploidia de gametas tn po j ” R Formação acidental de gametas 2n Híbrido diploide AB Duplicação espontânea do genoma Poliploidia Gameta 2n do tetraploide Alotetraploide AABB (O)) Diploidia Diploide O papel da poliploidia na evolução ainda não está claro Sabe-se agora que todas as linhagens de angiospermas passaram por pelo menos um evento de duplicação em suas histórias evolutivas, e novos casos de poliploidização são frequentes na natureza. Devido ao alcance das mudanças genômicas e epigenéticas em novos poliploides formados

(discutido a seguir), pode-se esperar que a poliploidia tenha um enorme potencial para modelar a evolução das plantas. A novidade genética que surge das mudanças induzidas pela poliploidia proporciona novos materiais genéticos sobre os quais a seleção age. Já a análise filogenética também tem demonstrado que a poliploidia é encontrada mais frequentemente em espécies jovens do que em espécies mais antigas. Essa observação levou à hipótese de que a poliploidia não deve ser tão vantajosa como presumido anteriormente e de que muitas espécies poliploides novas são um pouco mais do que um impasse evolutivo. Mudanças genômicas e interações cromossômicas complexas durante a meiose devem explicar por que, em alguns casos, os

poliploides reduziram sua aptidão e extinguiram-se. Todavia, a importância da poliploidia como um processo modelando a evolução de plantas sugere que, a longo prazo, as vantagens da poliploidia superam seus perigos. Genomas citoplasmáticos em plantas: mitocôndrias e plastídios Além do genoma nuclear, as células vegetais contêm dois genomas adicionais: o genoma mitocondrial, também presente em células animais, e o genoma plastidial. Nesta seção, vê-se de onde esses genomas procedem e que papéis desempenham. Após, é apresentada sua organização e a discussão sobre algumas diferenças importantes em comparação ao genoma nuclear pela maneira como sua informação genética é transmitida. A teoria endossimbiótica descreve a origem dos genomas citoplasmáticos Os genomas citoplasmáticos provavelmente são os remanescentes evolutivos dos genomas de células bacterianas que foram engolfadas por outra célula. A teoria endossimbiótica, defendida por Lynn Margulis, na década de 1980, postula que a mitocôndria original era uma bactéria usuária de oxigênio (aeróbia) que foi absorvida por outro organismo procariótico. Ao longo do tempo, esse endossimbionte original evoluiu para uma organela que não era mais capaz de viver por conta própria. A célula hospedeira, em conjunto com seu endossimbionte, deu origem a uma linhagem de células que eram capazes de usar oxigênio no metabolismo aeróbico; essas células, por sua vez, finalmente deram origem a todas as células animais. As células vegetais, de acordo com essa teoria, surgiram quando ocorreu um segundo evento de endossimbiose. Dessa vez, uma célula contendo mitocôndrias engolfou uma cianobactéria fotossintética, que, dentro da célula, evoluiu ao longo do tempo para o plastídio. Duas linhas de evidência principais com frequência são citadas em apoio à teoria endossimbiótica. Em primeiro lugar, tanto mitocôndrias quanto plastídios são delimitados por uma membrana externa e uma interna. Essa observação é compatível com a ideia de que o engolfamento da célula original aeróbia ou fotossintética, por invaginação da membrana plasmática da célula hospedeira procariótica, deixou uma membrana dupla em torno da nova organela. Em segundo lugar, ambos os genomas organelares mostram sequência similar aos genomas procarióticos. Os genomas organelares, como os de procariotos, não estão incluídos em envoltório nuclear e são chamados de nucleoides. Genomas

organelares variam no tamanho Os genomas de plastídios em geral variam em tamanho, cerca de 120 a 160 pares de quilobases (kpb), e codificam genes necessários para a fotossíntese e a expressão dos genes plastidiais. O genoma mitocondrial é muito mais variável em tamanho do que o genoma plastidial. Os genomas Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 61 mitocondriais vegetais variam entre cerca de 180 kpb a cerca de 11 Mpb — muito maior do que o genoma mitocondrial de animais ou fungos, muitos dos quais possuem apenas 15 a 50 kpb. Muito da diferença no tamanho entre esses genomas é composto de DNA repetitivo não codificante. O DNA mitocondrial vegetal contém genes que codificam proteínas necessárias na cadeia de transporte de elétrons ou que estão envolvidas no fornecimento de cofatores para o transporte de elétrons. Além disso, o DNA mitocondrial vegetal carrega genes para as proteínas necessárias para a expressão gênica da própria organela, como proteínas ribossômicas, tRNAs e rRNAs. Em ambas as organelas, muitos genes necessários para a função adequada do plastídio ou da mitocôndria já não são codificados no genoma organelar em si, mas, ao longo do tempo evolutivo, foram transferidos para o núcleo das plantas atuais. As proteínas codificadas por esses genes são sintetizadas no citoplasma e, em seguida, importadas para as organelas. Por muitos anos, pensava-se que os cromossomos organelares continham seu genoma na forma de uma molécula de DNA circular, semelhante aos plasmídeos circulares de bactérias. Dados recentes, no entanto, mostram que a maioria do DNA de mitocôndrias e plastídios vegetais é encontrada em moléculas lineares que podem conter mais de uma cópia do genoma. Essas cópias são conectadas entre si em uma orientação cabeça-cauda (head-to-tail), e as moléculas de DNA cromossômico podem ser altamente ramificadas, parecendo um arbusto ou uma árvore, diferentemente das estruturas mais simples dos cromossomos nucleares lineares. Enquanto os cromossomos nucleares são de tamanho constante, geração após geração, o tamanho do cromossomo em mitocôndrias e plastídios pode variar. No entanto, cada cromossomo organelar contém pelo menos um genoma completo. (Para ver fotos dos genomas de plastídios vegetais, ver Tópico 2.1 na Internet.) A genética das organelas não obedece os princípios mendelianos A genética dos genes organelares é regida por dois princípios que a distinguem da genética mendeliana. Em primeiro lugar, tanto mitocôndrias quanto

plastídios em geral mostram herança uniparental, isto é, a descendência sexual (via pólen e oosferas) somente herdará organelas de um dos progenitores. Entre as gimnospermas, as coníferas normalmente herdam seus plastídios do progenitor paterno. Para angiospermas, a regra geral é que os plastídios vêm do progenitor materno. No entanto, há algumas angiospermas em que os plastídios são herdados biparental ou paternalmente. A herança mitocondrial costuma ser materna na maioria das plantas, mas, novamente, algumas exceções podem ser encontradas; por exemplo, alguns tipos de coníferas, como os ciprestes, mostram herança paterna das mitocôndrias. (Para uma discussão de como a herança uniparental acontece durante o desenvolvimento, ver Tópico 2.1 na internet.) A segunda principal característica da herança organelar é o fato de plastídios e mitocôndrias poderem exi

(A) Setor verde produzindo variegação (B) Setor branco e o») Do Núcleo DO vãs VS O > (C) Setor totalmente verde bir segregação vegetativa. Isso significa que uma célula vegetativa (em oposição a um gameta), por mitose, pode originar outra célula vegetativa geneticamente diferente. Por exemplo, considere uma célula vegetal que contém uma mistura de dois tipos de plastídios geneticamente distintos. Durante a mitose, os plastídios são distribuídos ao acaso nas células-filhas. Por chance, uma célula-filha pode receber plastídios com um tipo de genoma, enquanto outras células-filhas podem receber plastídios com informações genéticas diferentes, talvez contendo uma ou mais mutações. A segregação vegetativa, que também é referida como sorting-out (classificar, separar), pode resultar na formação de setores fenotipicamente diferentes dentro de um tecido (Figura 2.11). A presença desses setores em folhas pode resultar no que os horticultores muitas vezes se referem como variegação. A variegação foliar pode ser causada por mutações nos genes nucleares e mitocondriais. Uma vez examinada a organização dos genomas nuclear e citoplasmático nas plantas, a atenção será voltada para a estrutura do genoma nuclear e como ela influencia a expressão dos genes que contém. Os mecanismos básicos da transcrição de genes serão analisados em primeiro lugar, seguidos por uma descrição da regulação transcricional da expressão gênica. Regulação transcricional da expressão gênica nuclear Como introduzido no Capítulo 1, o caminho entre o gene e a proteína é um processo de várias etapas catalisadas por muitas enzimas (ver Figura 1.11). Cada etapa é objeto de regulação pela planta para controlar a quantidade de Plastídio pad Õ Segregação () 7 Plastídio No a Nova célula, com todos os plastídios do tipo selvagem Nova célula, com uma mistura de plastídios selvagens e mutantes Nova célula, com todos os plastídios mutantes Figura 2.11 A segregação vegetativa pode levar à variegação. (A) A divisão celular em uma célula com cloroplastos normais (verde) e mutantes (branco) pode, ao acaso, resultar em uma prole com apenas organelas mutantes. (B) Células que contêm exclusivamente cloroplastos brancos levam a um setor branco. (C) Setores em que nenhuma célula que surge contém apenas cloroplastos brancos permanecem totalmente verdes. A variegação também pode ser causada por mutações em genes mitocondriais e nucleares. proteína que é produzida por cada gene.

A regulação da primeira etapa, transcrição, determina quando e se um mRNA será produzido. Esse nível de regulação, que é referido como regulação transcricional, inclui o controle do início, a manutenção e o término da transcrição. O próximo nível na regulação da expressão gênica, conhecido como regulação pós-transcricional, ocorre depois da transcrição. Esse nível, que será abordado mais adiante neste capítulo, inclui controles sobre a estabilidade do mRNA, eficiência da tradução e degradação. Finalmente, a estabilidade da proteína (regulação pós-traducional) desempenha um papel importante na atividade geral de um gene ou seu produto. A RNA-polimerase Il liga-se à região promotora da maioria dos genes codificadores de proteínas A transcrição gênica é facilitada por uma enzima chamada de RNA-polimerase, que se liga ao DNA a ser transcrito e produz um transcrito de mRNA complementar à sequência de DNA (Figura 2.12). Existem vários tipos de RNA-polimerase. A RNA-polimerase II é a polimerase que transcreve a maioria dos genes que codificam proteínas. A região do gene que recruta a maquinaria transcricional, incluindo a RNA-polimerase, é chamada de promotor. A estrutura do promotor eucariótico pode ser dividida em duas partes: o promotor central, ou promotor mínimo, que consiste na sequência mínima necessária para a expressão gênica, e as sequências reguladoras do promotor, que controlam a atividade do promotor central. Para os genes codificantes, o promotor central geralmente ocupa cerca de 80 pb no entorno do sítio de início da transcrição. Antes que a transcrição de um gene possa começar, várias etapas têm que ocorrer para permitir que a RNA

Sítio de início 63 Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica TATA box nes RR (Selpresente) aa isa Ent RO INR: | are (sítio de início Foradaico tradução Transcrição 100 —2 to +4 de tradução) | termina aqui CG-box: TAA a: o à | 10-20 b ala N Íntron 1 Íntron 2 E -20 bp o diticame] GGGCGG — CCAAT A Nate é Ê Ê TAA AATAMA! | | I a ANrac Exon 1 Exon 2 Exon 3 ATT [| ie 5 /N. | am FUE 5 BRE r | Fita-molde (se presente) (se presente): Sinal de Poli-A — +30 poliadenilação (sítio de Promotor Região do clivagem) regulador promotor central Ye B) (sequência aka 3' UTR de ação em cis) 5º UTR Íntrons removidos / y UMA UAG Quepe 5' m?G AAAAA, 3! NE / Núcleo Citoplasma a Sequência de DNA codificante (CDS) Tradução em proteína o Wa) Proteína ERR A I N Degradação Retenção para função de longo prazo (p. ex., via proteassomo 265) Figura 2.12 Expressão gênica em eucariotos. A RNA-polimerase Il liga-se aos promotores de genes que codificam proteínas. Ao contrário de genes procarióticos, genes eucarióticos não estão agrupados em óperons, e cada um é dividido em íntrons e éxons. A transcrição da fita-molde prossegue na direção 3” para 5” no início do sítio de transcrição, e a cadeia de RNA crescente estende um nucleotídeo de cada vez na direção 5º para 3”. A tradução começa com o primeiro AUG codificando metionina, como em procariotos, e termina com um códon de parada. A transcrição do pré-mRNA é primeiro “capeada” (recebe um quepe) pela adição de 7-metilguanilato (m7G) na extremidade 5”. A extremidade 3' é encurtada ligeiramente pela clivagem em um local específico, e uma cauda poli-A é adicionada. O pré-mRNA com quepe e poliadenilado é, então, processado por um complexo proteico denominado spliceos-polimerase tenha acesso à sequência de nucleotídeos do gene. O DNA nuclear é enrolado em torno das histonas, formando estruturas em forma de contas, os nucleossomos. Como será discutido mais detalhadamente na próxima seção, as histonas estão sujeitas a modificações, e, somente se essas modificações forem favoráveis à transcrição, a RNA-polimerase será capaz de se ligar ao DNA. Para serem funcionais, as RNA-polimerases de eucariotos requerem proteínas adicionais chamadas fatores gerais de transcrição, para posicionar a polimerase no sítio de início da transcrição. Esses fatores gerais somo, e os íntrons são removidos. através dos poros nucleares e inici citoplasma. À medida que cada ri extremidade 3' do mRNA, novos ri O mRNA maduro deixa o núcleo

a a tradução em ribossomos no bossomo progride em direção à bossomos prendem-se na extremidade 5º e iniciam a tradução, levando à formação de polissomos. Após a tradução, algumas proteína s são modificadas pela adição de grupos químicos à cadeia. Os polipeptídeos liberados têm meias-vidas características, que são reg uladas pela rota da ubiquitina e por um grande complexo proteo ítico denominado proteassomo 26S. Genes eucarióticos em geral contêm sítios de ligação para a RNA-polimerase, tais como o TATA box dentro da região do promotor central, como também sítios para ligação de fatores de transcrição gerais e específicos na região reguladora proximal e distal do promotor. de transcrição, junto com a RNA-polimerase, compõem uma grande multissubunidade chamada complexo de iniciação da transcrição. A transcrição é iniciada quando o fator de transcrição final, que se liga ao complexo, fosforila a RNA-polimerase. A seguir, a RNA-polimerase separa-se do complexo de iniciação e prossegue ao longo da fita antissenso de DNA (também referida como fita não codificante, molde, negativa ou de Watson), ou complementar, na direção 3-5, enquanto adiciona nucleotídeos à nova fita de mRNA na direção 5'-3' da fita nascente. A sequência do mRNA assemelha-se ao código da fita oposta

de DNA não utilizada como molde pela polimerase, que é referida, então, como fita codificante (ou fita senso, positiva, não molde ou de Crick). Além da RNA-polimerase e dos fatores gerais de transcrição, muitos genes necessitam de fatores de transcrição específicos (também chamados de proteínas reguladoras de genes) para que a RNA-polimerase se torne ativa. Essas proteínas reguladoras ligam-se ao DNA, frequentemente em sequências específicas, e tornam-se parte do complexo de iniciação da transcrição. Um exemplo de um gene eucariótico típico em conjunto com suas sequências reguladoras é mostrado na Figura 2.12. O promotor central dos genes transcritos pela RNA-polimerase II geralmente inclui muitas sequências referidas como elementos do promotor central. Essas sequências nucleotídicas curtas são responsáveis pela ligação dos fatores gerais de transcrição e da RNA-polimerase. Muitos genes eucarióticos contêm uma sequência curta de aproximadamente 25 a 30 pb a montante do sítio de início da transcrição denominada TATA box, consistindo na sequência TATA(A/T)AA(G/A), onde as posições 5 e 8 são mais variáveis que as demais posições. Os motivos de sequência, como a TATA box, com frequência encontrados em muitos genes eucarióticos, são referidos como regiões conservadas. A TATA box desempenha um papel fundamental na transcrição porque ela auxilia na montagem do complexo de início da transcrição já discutido. Genes sem TATA box com frequência contêm um elemento promotor a jusante (DPE, de downstream promoter element) com a sequência consenso (A/G)G(A/T) (CIT)(G/A/C), que está localizada nos nucleotídeos 28 a 32 a jusante do sítio de início da transcrição. Uma terceira parte importante do promotor central é o elemento iniciador (INR). Essa sequência nucleotídica também se liga a fatores gerais de transcrição e pode ser encontrada em genes que contenham ou não TATA box no entorno do sítio de início da transcrição da posição — 2 a +4. O quarto elemento ligante no promotor central é o chamado de elemento de reconhecimento do TFIIB (BRE, de TFIIB recognition element). Essa sequência reconhece um fator geral de transcrição diferente daquele que os outros elementos reconhecem. O BRE está localizado entre os seis nucleotídeos imediatamente adjacentes a montante da TATA box (ver Figura 2.12). Além dos promotores centrais a montante, muitos genes eucarióticos também

contêm duas sequências conservadas adicionais: a CCAAT box e a GC box (ver Figura 2.12). A região que contém essas sequências é denominada promotor regulador ou promotor proximal. Essa parte do promotor não se liga à RNA-polimerase e a seus fatores gerais de transcrição, porém liga-se a fatores de transcrição que são gene-específicos. A CCAAT box, se presente, em geral está localizada 60 a 100 pb a montante do sítio de início da transcrição. É importante observar que nem todos os genes contêm todos os elementos conservados. Por exemplo, GC boxes são encontradas mais frequentemente em genes que não contêm uma TATA box, e uma ou mais GC boxes podem estar presentes no promotor. As várias sequências conservadas de DNA descritas até então também são coletivamente chamadas de sequências de ação em cis, já que estão adjacentes (cis) às unidades transcricionais que estão regulando. Os fatores de transcrição que se ligam às sequências de ação em cis também são chamados de fatores de ação em trans, uma vez que os genes que codificam estão localizados em outras partes do genoma. Várias sequências de ação em cis, localizadas mais a montante das sequências promotoras proximais, podem exercer controle positivo ou negativo sobre promotores eucarióticos. Essas sequências, denominadas sequências promotoras reguladoras distais, geralmente estão localizadas a cerca de 1.000 pb do sítio de início da transcrição (Figura 2.13). Os fatores de transcrição que se ligam a esses sítios, agindo positivamente, são chamados de ativadores, enquanto aqueles que inibem a transcrição são chamados de repressores. Além de terem sequências reguladoras dentro do próprio promotor, os genes eucarióticos podem ser regulados por elementos de controle localizados dezenas de milhares de pares de bases de distância do sítio de início da transcrição. Intensificadoras (enhancers) são tais tipos de sequências reguladoras distais e podem estar localizadas tanto a montante como a jusante do promotor. Como todos os fatores de transcrição que se ligam a sequências de ação em cis regulam a transcrição? Durante a formação do complexo de iniciação, o DNA entre o promotor central e as sequências reguladoras mais distais curva-se de tal forma que permite que todos os fatores de transcrição ligados a esse segmento de DNA façam contato físico com o complexo de iniciação. Por meio desse contato físico, cada fator de transcrição exerce seu controle, positivo ou negativo, sobre a transcrição. Sequências nucleotídicas conservadas sinalizam o término da transcrição e a poliadenilação

Conforme a RNA-polimerase II alcança a região 3' do gene, ela primeiro passa pela sequência de DNA que codifica o códon de parada no mRNA (ver Figura 2.12). O códon de parada é parte do mRNA e indica aos ribossomos onde termina a região do mRNA que deveria ser traduzida em uma proteína. A região 3º não traduzida localiza-se a 3” da sequência do códon de parada. Os sinais para o término da transcrição em plantas, fungos e animais têm similaridades e diferenças. Antes do término da transcrição, a RNA-polimerase II de plantas encontra três sequências conservadas de DNA que apontam o término da transcrição e a adição de uma cauda poli-A, que auxilia na estabilização do mRNA. À primeira dessas sequências conservadas de DNA é o elemento distante a montante (FUE, de far upstream element), que tem seis nucleotídeos de comprimento e é encontrado entre 30 e 170 pb antes do sítio de adição da poli-A. Logo depois do FUE, muitos genes de plantas contêm uma sequência AAUAAA conservada.

Intensificador (montante) (Sítio de ligação do a FEREESSOR Fatores específicos Sequências da transcrição promotoras reguladoras distais RNA-polimerase e fatores transcricionais gerais Sítio de ligação | do ativador Fatores de ação em trans Y Promotor regulador (com sequência de ação em cis ou sequência de elementos de controle proximais) À Rá Y Promotor Gene X central Figura 2.13 Regulação da transcrição por sequências reguladoras distais no promotor, intensificadores e fatores de ação em trans. Os fatores de ação em trans podem agir junto com sequências reguladoras distais, às quais estão vinculadas, para ativar a transcrição, mediante contato físico direto com o complexo de iniciação da transcrição. É exatamente essa a sequência que parece ser estritamente necessária à poliadenilação em animais; porém, em plantas, variações dessa sequência com similaridade ao elemento AAUAAA são suficientes para a função apropriada. Ambos os sítios FUE e AAUAAA também são referidos como sinais poli-A. O sítio de clivagem de poli-A é a sequência de DNA que codifica a região no mRNA onde o mRNA nascente é clivado e a cauda de poli-A é adicionada (ver Figura 2.12). Em conjunto, essas três sequências conservadas na fita de DNA também promovem o término da transcrição pela RNA-polimerase II. Modificações epigenéticas ajudam a determinar a atividade gênica Como já mencionado, a transcrição pode ser iniciada somente se o DNA estiver acessível à RNA-polimerase e a outras proteínas de ligação necessárias. Para que o DNA esteja acessível, seu empacotamento tem que ser “afrouxado”, um processo mediado por modificações covalentes tanto do DNA como de histonas. Visto que podem mudar o comportamento de um gene sem mudar a sequência do DNA do gene em si, essas modificações são referidas como modificações epigenéticas (do grego epi, que significa “sobre” ou “em cima”). Um tipo comum de modificação do DNA é a metilação de resíduos de citosina (Figura 2.14A). As sequências de DNA que com frequência são metiladas em plantas são CG, CHG e CHH (onde H pode ser qualquer nucleotídeo, exceto guanina). Por outro lado, a metilação de citosina em mamíferos ocorre principalmente em sequências CG. A metilação de citosina é catalisada por uma das várias metiltransferases, enquanto a desmetilação do DNA é caIntensificador (jusante) talisada pelas glicosilases, que substituem metilcitosina por citosina não metilada.

Modificações epigenéticas também podem ocorrer em histonas, que, junto com o DNA enrolado em torno delas, compõem os nucleossomos. Cada histona tem uma “cauda”, que é composta da primeira parte da cadeia de aminoácidos da histona e se projeta para fora do nucleossomo. As modificações das histonas ocorrem nessas caudas, em geral dentro dos 40 ou mais aminoácidos mais externos. Essas modificações podem influenciar a conformação dos nucleossomos e, assim, a atividade dos genes no DNA associado. Uma das modificações das histonas que influencia a atividade gênica é a metilação, especialmente em resíduos de lisina específicos (abreviado pela letra K) na cauda da histona do tipo H3. Esses resíduos são K4, K9, K27 e K36, contando a partir do aminoácido mais externo em direção ao centro da histona. Um, dois ou três grupos metila podem ser adicionados a uma única lisina (Figura 2.14B). As histonas dimetiladas na posição H3K4 em geral são associadas a genes ativos, enquanto dimetilação na posição H3K9 com frequência é associada a genes e elementos inativos, como transpósons silenciados. Grupos metila podem ser removidos por histonas desmetilase. Outra forma de modificação que ocorre na cauda das histonas é a acetilação, que é catalisada por enzimas chamadas de histonas acetiltransferase (HATs). Em geral, as histonas acetiladas estão associadas a genes que estão ativos transcricionalmente. Histonas desacetilase (HDACs) podem reverter essa ativação por meio da remoção de grupos acetila. Tanto a metilação como a acetilação mudam a arquitetura do complexo da cromatina, que pode resultar em condensação ou relaxamento da cromatina. Essas mudanças ocorrem quando os complexos multiproteicos de remodelação da cromatina se ligam a histonas modifica

Cadeia de (A) NH NH aminoácidos da pie da | ê | 2 cauda da histona Riana Cc (E CH3 (CM)/ Lau: N$ VC Metilação NDT da istonia | | —— | | ho A a Bic A (ca q Sie o” SN o SN Citosina 5'-metilcitosina “ Nucleossomo B (B) ct ct Hs€ Hs€ Hs€ CH; NHs* Nut; HE ad HMT HMT HMT —») O, O, O, O, “UN E “UN ve UN Ea “UN Br: H H H H (o) (o) (o) (o) Lisina Monometil-lisina Dimetil-lisina Trimetil-lisina (C) Proteína remodeladora de cromatina ATP-dependente RNA-polimerase Il e fatores de transcrição Transcrição Ativação das modificações das histonas (p. ex., grupos acetil ou H3K4 dimetilada) Histona desacetilase Histona DNA Isteá FESg hai qd Nucleossomo Histona REPRESSÃO GÊNICA H3K9 histona desmetilase/ metiltransferase glicosilase Desativação das modificações das histonas (p. ex., H3K9 dimetilada) Histona acetiltransferase, histona metilase Figura 2.14 (A) A adição de um grupo metila ao C5 na citosina está associada à inatividade da transcrição. (B) O aminoácido lisina (K), que ocorre em diversas posições nas histonas, pode ser mono, di ou trimetilado pela histona metiltransferase (HMT). (C) Histonas podem ser remodeladas para ativar a transcrição gênica (em cima) ou para reprimi-la (embaixo). Em muitos casos, a ativação está associada a acetilação por histonas acetiltransferase (HATs) e metilação por HMT nos resíduos de lisina H3K4. Essas modificações promovem remodelação da cromatina ATP-dependente e estimulam a transcrição. A repressão da transcrição pode ser alcançada pela metilação de H3K9 e desacetilação por histonas desacetilase.

das. Usando a energia liberada pela hidrólise de ATP para acionar a reação, esses complexos abrem a cromatina deslocando ligeiramente os nucleossomos na direção 5' ou 3 do complexo de remodelação. O espaço resultante entre os nucleossomos é agora suficientemente largo para que a RNA-polimerase possa se ligar e iniciar a transcrição (Figura 2.140). Alternativamente, modificações das histonas podem apresentar novos sítios de ligação para proteínas reguladoras que afetam a atividade gênica. Os cientistas estão apenas começando a compreender os efeitos das modificações químicas específicas sobre cada um dos primeiros 40 ou mais aminoácidos das caudas das histonas. Somados à metilação e à acetilação, outros tipos de modificações de histonas, incluindo fosforilação e ubiquitinação, podem influenciar a atividade transcricional de determinado gene. A totalidade das modificações das histonas em um nucleossomo específico às vezes é chamada de código de histonas para enfatizar a forte ligação entre a constituição dos nucleossomos e a atividade gênica. Regulação pós-transcricional da expressão gênica nuclear Imediatamente após a transcrição, os mRNAs resultantes são processados: seus íntrons são removidos por processamento (splicing), e quepes e caudas poli-A são adicionados nas extremidades 5” e 37 respectivamente. Os transcritos são, então, exportados ao citoplasma para a tradução (ver Figura 2.12). Um organismo com frequência produz mRNA em resposta a uma situação específica. A fim de permanecer útil como uma resposta específica a uma situação também específica, mRNAs individuais devem ter uma vida finita. Por exemplo, para enfrentar um estresse ambiental transitório, uma planta pode necessitar produzir brevemente enzimas específicas. Após o fim do estresse, seria um desperdício, talvez até mesmo prejudicial, continuar a produzir essas enzimas. Por isso, síntese, atividade e estabilidade de mRNA são todas reguladas. A degradação diferencial de espécies de mRNA pode mudar a quantidade das moléculas disponíveis para a tradução e, por isso, possui uma influência na atividade gênica geral. Foi discutida a regulação da transcrição (síntese de mRNA) na seção anterior. Agora, são abordados os mecanismos de regulação pós-transcricional (regulação da atividade e da estabilidade do mRNA). Todas as moléculas de RNA estão sujeitas ao decaimento As moléculas de mRNA eucariótico podem ser degradadas por exonucleases depois da remoção da cauda poli-A (desadenilação) ou

remoção do 5” quepe (desencapamento). Esses processos são guiados por sinais ambientais e outras rotas celulares. Um mecanismo pelo qual a estabilidade do mRNA é regulada depende da presença de certas sequências dentro da própria molécula de mRNA, Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 67 chamadas de elementos cis — uma escolha infeliz de termo, uma vez que o mesmo termo é usado para as regiões do DNA que influenciam a atividade transcricional. Esses elementos cis podem estar ligados a proteínas de ligação a RNA, as quais podem tanto estabilizar o mRNA quanto promover sua degradação por nucleases. Dependendo dos tipos de elementos cis presentes, a estabilidade de uma molécula de mRNA pode variar muito. RNAs não codificantes regulam a atividade de mRNA por meio das rotas do RNA de interferência (RNAi) Outro mecanismo para a regulação da estabilidade do mRNA é a rota do RNA de interferência (RNAi). Essa rota envolve vários tipos de pequenas moléculas de RNA que não codificam proteínas e são assim chamadas de RNAs não codificantes (ncRNAs, de noncoding RNAS). A rota do RNAi tem um papel importante na regulação gênica e na defesa do genoma. A rota do RNAi é um conjunto de reações celulares à presença de moléculas de fitas duplas de RNA (dsRNA, de double-stranded RNA). Lembre-se de que o mRNA em geral é uma molécula de fita simples (ssRNA, de single-stranded RNA). Em células vegetais, dsRNAs geralmente ocorrem como resultado de um destes três tipos de eventos: 1. A presença de micro-RNAs (miRNAs), que estão envolvidos nos processos de desenvolvimento normal (ver Figura 2.15). 2. Aprodução de RNAs de interferência curtos (siRNAs, de short interfering RNAs), que silenciam certos genes (ver Figura 2.16). 3. A introdução de RNAs estranhos, tanto pela infecção viral quanto via transformação com um gene estranho (ver Figura 2.17). Independentemente de como os dsRNAs são produzidos, a célula ajusta a resposta do RNAi. Os dsRNAs são fragmentados ou “picados” em pequenos RNAs, com 21 a 24 nucleotídeos, que se ligam a RNAs complementares de fita simples (p. ex. mRNAs) de genes endógenos, vírus ou transgenes e promovem sua degradação ou inibição da tradução. Em alguns casos, a rota do RNAi também pode levar ao silenciamento gênico ou à heterocromatização do DNA endógeno ou de genes estranhos introduzidos. Para explorar os RNAis em mais detalhes, serão analisados primeiramente os eventos que levam à acumulação de dsRNA na célula. Após, serão discutidos

os componentes moleculares e os eventos a jusante do processo de RNAi. Micro-RNAs REGULAM MUITOS GENES DO DESENVOLVIMENTO DE MODO PÓS-TRANSCRICIONAL As plantas contêm centenas de genes codificando miRNAs, os quais agem reprimindo a tradução dos mRNAs em proteínas ou destinando para degradação mRNAs específicos. Os miRNAs estão envolvidos em muitos processos do desenvolvimento, como reprodução, divisão celular,

Figura 2.15 Arota do RNAiem plantas: micro-RNAs. Micro-RNAs RNA-polimerase Il Transcrição pao Pri-miRNA O (miRNAs) são parte das muitas ro- DNA tas genéticas que estão ativas durante o desenvolvimento vegetal. Núcleo Membrana nuclear del, Citoplasma HASTY (EXPORTINAS) dd Ribossomo embriogênese, formação de novos órgãos (incluindo folhas e flores) e transição da fase vegetativa para a reprodutiva. Eles surgem da transcrição, mediada pela RNA-polimerase II, de um locus específico que codifica os transcritos primários do miRNA (pri-miRNAs), os quais podem variar em comprimento de centenas a milhares de nucleotídeos (Figura 2.15). O transcrito primário é capeado na extremidade 5”, poliadenilado na extremidade 3, e forma uma estrutura de fita dupla, cujos pareamentos de bases possuem uma volta de fita simples na borda. Em seguida, os pri-miRNAs são processados em pré-miRNAs, que em geral apresentam 60 a 80 nucleotídeos em animais, mas que, nas plantas, podem ter até várias centenas de nucleotídeos de comprimento. Nas plantas, os pri-miRNAs são convertidos em miRNAs dentro do núcleo pelas proteínas DICER-LIKE1 (DCL1) e pelas proteínas com domínio de ligação a RNA de fita dupla (dsRBP, de double-stranded RNA-binding domain protein) HYPONASTIC LEAVES 1 (HYL1); ambas estão envolvidas no processamento dos transcritos primários em duplex de miRNAs maduros. Em animais, esse processo 1. O miRNA primário (pri-miRNA) é Pré-miRNA eso) | em grampo (pré-miRNA) e é processado. transcrito, dobra-se em uma estrutura DCL1, HYL1 2. O RNA de fita dupla processado (dsRNA) liga-se ao complexo de silenciamento induzido pelo RNA (RISC), contendo a proteína catalítica ARGONAUTE (AGO). 3. Uma fita do dsRNA é removida e o complexo é exportado para o citoplasma, onde ele tanto degrada o mRNA-alvo quanto impede sua tradução. é conduzido pela RNase III endonuclease Drosha, auxiliada pelas várias dsRBPs. Após o processamento, o miRNA é transportado através do poro nuclear com o auxílio da proteína de exportação nuclear chamada de EXPORTINAS em animais, ou sua homóloga em plantas, chamada de HASTY. Uma vez no citoplasma, miRNAs maduros estão prontos para serem utilizados no RNAi. RNAs DE INTERFERÊNCIA CURTOS ORIGINAM-SE DE DNA REPETITIVO Os siRNAs maduros são estrutural e funcionalmente similares aos miRNAs e também levam

à iniciação do RNAi. No entanto, os siRNAs diferem dos miRNAs na maneira como são gerados. Os siRNAs podem ser produzidos de três maneiras. Primeiro, eles podem surgir a partir da transcrição de promotores opostos que produzem mRNA de fitas opostas de um segmento único de DNA (Figura 2.164). A transcrição simultânea de tais promotores gera duas moléculas de ssRNA, total ou parcialmente complementares, que podem posteriormente formar uma molécula de fita dupla.

Núcleo (A) (B) ssRNA ssRNA ATCG DNA Transcrição | Mo mus mç | Transcrição ssRNA y TAG dsRNA k y ATCG TAGC DCL 1/2 DCL 1/2 Capítulo 2 * Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 69 (C) (D) ssRNA dsRNA DCL 1/2 DCL 3 Figura 2.16 A rota do RNAi em plantas: RNAs de interferência curtos. RNAs de interferência curtos (siRNAs) são requeridos para manter a heterocromatina e para silenciar genes não utilizados. (AC) O RNAi pode ser iniciado por vários tipos de transcritos que formam dsRNAs espontaneamente. (D) A rota do siRNA também pode ser induzida pela ação das RdRPs sobre mRNAs de fita simples. A segunda maneira pela qual siRNAs podem ser formados é pela transcrição de uma sequência duplicada em direções opostas (Figura 2.16B). Isso gera a fita senso de uma cópia e a fita antissenso da outra cópia. RNAs de interferência curtos também podem ser produzidos de sequências de DNA arranjadas, de tal modo que a transcrição contínua resulta em uma mensagem que contém, ao final de sua sequência, uma imagem-espelho do início de sua sequência (um palíndromo) e, por isso, pode dobrar sobre si mesma para produzir uma molécula de RNA de fita dupla (Figura 2.160). Por último, uma classe especial de RNA-polimerases dependentes de RNA (RdRPs, de RNA-dependent RNA polymerases) pode gerar moléculas de dsRNA a partir de mRNAs de fita simples (Figura 2.16D). No momento, está sob investigação como exatamente a RdRP reconhece as moléculas de mRNAs para convertê-las em dsRNA. Enquanto a maioria dos genes que codificam proteínas e miRNAs é transcrita pela RNA-polimerase II, a transcrição dos siRNAs é realizada pelas RNA-polimerases IV e V. Não somente a biogênese dos siRNAs descritos anteriormente difere daquela dos miRNAs. Diferentemente dos miRNAs, siRNAs endógenos são transcritos de regiões cromossômicas que, no passado, foram atribuídas como inativas transcricionalmente: DNA repetitivo, transpósons e regiões centroméricas. Na verdade, siRNAs que se originam de tais regiões repetitivas são às vezes chamados de RNAs de silenciamento associados a repetições (ra-siRNAs, repeat-associated silencing RNAs). Como será visto a seguir, isso não deve ser uma coincidência: parece siRNA maduro ai e ns (5) (amo) Ui Metilases e modificadores da cromatina tis E Sem transcrição que a formação de siRNAs e a indução do RNAi realmente é a causa dessas regiões se tornarem amplamente heterocromáticas e

transcricionalmente silenciadas. Uma vez que o dsRNA é produzido ou por transcrição direta ou por conversão de ssRNA em dsRNA via RdRPs, ele é cortado em RNAs duplex de 21 a 24 nucleotídeos por membros da família das proteínas DICER-LIKE (DCL) (ver Figura 2.16). Esse processo acontece no núcleo em plantas, porém, em alguns animais, como Caenorhabditis elegans, ocorre no citoplasma. Além desses siRNAs de origem endógena, RNAs exógenos também podem desencadear a formação de siRNAs. As fontes para esses RNAs exógenos incluem transgenes introduzidos artificialmente e RNA viral. Em ambos os casos, proteínas RARPs e DCL estão envolvidas na produção dos siRNAs maduros (Figura 2.17).

Figura 2.17. A rota do RNAi em plantas: defesa antiviral. As células vegetais podem montar uma resposta de RNAi à infecção por vírus. 1. Um vírus infecta a célula vegetal Metilação ————————» 5. RISC liga-se aos siRNAs produzidos pelas DCLs como guias para identificar as origens dos RNAs, recruta metilases e silencia os dupla 2. O RNA vírus pode conter regiões que espontaneamente produzem RNA em grampo de fita — Virus 3. Além disso, RdRP da planta hospedeira converte vírus RNA de fita simples em dsRNA PÁ N genes virais. RNA em grampo dsRNA Y 4. Enzimas E DCL3 tipo DICER (núcleo) iniciam ' DCL2/4 o RNAi (citoplasma ou núcleo) Degradação Degradação Além dos miRNAs e dos siRNAs, uma terceira classe de pequenos RNAs, chamados de RNAs associados a PIWI (piRNAs, PIWI-associated RNAs), é encontrada nas células germinativas animais. Essa classe de pequenos RNAs tem como alvo especificamente transcritos de transpósons para manter esses elementos genéticos inativos. EVENTOS A JUSANTE DA ROTA DE RNAi ENVOLVEM A FORMAÇÃO DE UM COMPLEXO DE SILENCIAMENTO RNA-INDUZIDO Para os miRNAs, os siRNAs e os RNAs de origem exógena, o resultado do processo do RNAi é similar: a inativação ou o silenciamento de seus mRNAs complementares ou sequências de DNA. Depois que os 21 a 24 nucleotídeos de miRNAs ou siRNAs forem formados pelas proteínas DCL, uma fita do RNA duplo curto associa-se a um complexo de ribonucleases chamado de complexo de silenciamento induzido pelo RNA (RISC, RNA-induced silencing complex) (ver Figuras 2.15 a 2.17). Tanto em animais como em plantas, o RISC contém pelo menos uma proteína catalítica ARGONAUTE (AGO). Em alguns casos, o RISC pode recrutar proteínas adicionais para o complexo. Em Arabidopsis, são conhecidos dez diferentes membros da família de genes AGO. Após o duplex do miRNA ou siRNA ligar-se a AGO, uma das fitas de RNA é removida. Com essa remoção, o RISC é ativado. No caso dos miRNAs, a pequena fita ssRNA que se liga à AGO agora siRNA maduro (Cai RISC guia o RISC a um mRNA complementar. Após a ligação de RISC e mRNA-alvo, o mRNA-alvo é clivado pela atividade de “fatiamento” da AGO. Os fragmentos resultantes são liberados no citoplasma, onde são posteriormente degradados. Em vez de fatiar o alvo, a associação do RISC com uma molécula de mRNA também pode simplesmente inibir a tradução do

mRNA em proteína. Enquanto os miRNAs ligados ao RISC atingem primeiramente a expressão de genes codificantes de proteínas, os siRNAs ligados ao RISC também facilitam a metilação do DNA e das histonas associadas nas sequências complementares ao siRNA. Isso permite que o organismo silencie permanentemente certos genes e forme heterocromatina predominantemente nas regiões teloméricas e subteloméricas. Embora o mecanismo não seja claro, o RISC, com seu siRNA, de algum modo guia as enzimas modificadoras de DNA para a sequência genômica a ser silenciada. A estrutura da cromatina é, então, "remodelada" em uma reação ATP-dependente e, posteriormente, metilada, resultando em maior condensação e heterocromatização da região do DNA envolvida (ver Figura 2.14).
O RNAi PODE AUXILIAR A REPROGRAMAR AS MARCAS EPIGENÉTICAS NA LINHAGEM GERMINATIVA Agora você deve estar imaginando por que a maquinaria transcricional passaria pelo gasto celular de

transcrever transpósons e outros genes heterocromáticos apenas para silenciá-los novamente ao final da rota de siRNA. Marcas epigenéticas, como metilação no DNA ou na histona, podem mudar durante a vida do organismo e são reprogramadas a uma certa linha basal de marcas na linhagem germinativa. Isso assegura que marcas epigenéticas simplesmente não se acumulem em gerações sucessivas, porém elas podem ter uma função reguladora durante a vida de um indivíduo. Em plantas, isso é particularmente importante para alguns genes que regulam o desencadeamento da floração (descrito em mais detalhes no Capítulo 20). A questão de como a reprogramação epigenética seletiva na linhagem germinativa é alcançada ao nível molecular ainda não está resolvida. Entretanto, achados recentes em Arabidopsis sugerem um modelo em que elementos genéticos que normalmente são suprimidos, como transpósons, tornam-se ativos em células não gaméticas em ambos os gametófitos, masculino e feminino. Assume-se que a transcrição desses elementos genéticos conduza à formação de siRNAs complementares aos genes que deveriam permanecer silenciados na próxima geração. De acordo com esse modelo, os siRNAs gerados em células não gaméticas (a célula central na parte feminina e o núcleo vegetativo na parte masculina) viajariam, então, dentro do gametófito às células germinativas (oosfera e célula espermática), onde os siRNAs poderiam direcionar a metilação daquelas sequências de DNA para as quais eles seriam complementares. Esse processo aceitaria essencialmente as consequências prejudiciais do aumento da mutagênese induzida pelos transpósons naquelas células germinativas, não sendo transmitidas para a próxima geração, enquanto, ao mesmo tempo, manteria a metilação na linhagem germinativa. PEQUENOS RNAs E RNAi COMBATEM A INFECÇÃO VIRAL Além do processamento dos miRNAs e dos siRNAs endógenos, as plantas também adotaram a rota de RNAi como um tipo de resposta imunológica molecular contra infecção por vírus. (Para outros tipos de defesas das plantas contra patógenos além do RNAi, ver Capítulo 23.) As estruturas genômicas dos vírus de plantas são bastante diversificadas. Alguns vírus injetam DNA de fita dupla nas células vegetais, porém a maioria dos vírus que infectam plantas utiliza RNA de fita dupla ou simples. As plantas utilizam a rota do siRNA para produzir moléculas de siRNAs contra o genoma viral. Os cientistas propõem

três caminhos possíveis para gerar siRNAs virais: (1) via formação de grampos de fita dupla a partir de ssRNAs virais, (2) via geração de moléculas de RNA senso e antissenso pela RNA-polimerase do hospedeiro ou do vírus, (3) via uma das RdRPs de planta. Desconsiderando sua origem, uma vez que o dsRNA é reconhecido pelas proteínas DCL de plantas, siRNAs são produzidos, carregados na AGO e montados no RISC (ver Figura 2.17). Os siRNAs derivados de vírus podem então degradar os RNAs virais e metilar o genoma do vírus dentro da célula hospedeira. No processo de corte do RNA invasor em 21 a 24 nucleotídeos de siRNAs, a planta gera um conjunto de molécuCapítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 71 las de "memória" que podem trafegar via plasmodesmos por todo o corpo vegetal, imunizando-o efetivamente antes que o vírus possa se espalhar. Para não serem superados pelas defesas das plantas, os vírus desenvolveram uma diversidade de rotas moleculares para evitar o mecanismo de siRNA da planta. Alguns desses contramecanismos incluem a inibição da formação do RISC, a degradação de AGO e a desestabilização indireta da molécula de siRNA por ela mesma. COSSUPRESSÃO É UM FENÔMENO DE SILENCIAMENTO GÊNICO MEDIADO PELO RNA Um dos primeiros experimentos que levaram à descoberta do RNAi envolveu uma resposta inesperada à introdução de transgenes. No início da década de 1990, Richard Jorgensen e seus colegas trabalhavam com o gene da petúnia para a chalcona sintase, uma enzima-chave na rota que produz moléculas de pigmento roxo em suas flores. Quando eles inseriram na planta uma cópia altamente ativa do gene, esperavam ver uma intensificação da cor roxa nas flores da prole. Para sua surpresa, as cores das pétalas variaram do roxo-escuro (como esperado) para o completamente branco (como se os níveis de chalcona sintase tivessem baixado, em vez de aumentar). Esse fenômeno — diminuição na expressão de um gene quando cópias extras são introduzidas — foi denominado cossupressão. Com o entendimento atual do RNAi, sabe-se que, em algumas células, a superexpressão de chalcona sintase estimulou uma RNA-polimerase dependente de RNA a produzir moléculas de dsRNA, o que iniciou a resposta RNAi. Essa resposta finalmente levou ao silenciamento pós-transcricional e à metilação tanto das cópias de chalcona sintase introduzidas como das endógenas. Curiosamente, o silenciamento pós-transcricional não ocorreu em todas as células. As células em que o silenciamento do gene ocorreu deram origem a setores

brancos, explicando por que algumas das plantas transgênicas de petúnia tinham flores variegadas roxas e brancas. Em resumo, RNAi é um processo em que dsRNA elicita uma resposta pós-transcricional que leva ao silenciamento de transcritos específicos. Os miRNAs auxiliam na regulação pós-transcricional de genes no citoplasma, enquanto os siRNAs agem no núcleo para manter a heterocromatina transcricionalmente inativa ou funcionar como uma resposta imunológica contra vírus. A regulação pós-traducional determina o tempo de vida das proteínas Como visto, a estabilidade do mRNA desempenha um papel importante na capacidade de um gene de produzir uma proteína funcional. Agora, serão examinados a estabilidade das proteínas e os mecanismos que regulam a longevidade de uma proteína. Uma proteína, uma vez sintetizada, tem um tempo de vida finito na célula, que vai desde alguns minutos a várias horas, ou mesmo dias. Assim, níveis estáveis de enzimas celulares refletem um equilíbrio entre a síntese e a degradação das proteínas, conhecido como reciclagem (turnover). Em células vegetais e animais, existem duas rotas distintas de reciclagem de proteínas: uma em vacúolos

Figura 2.18 Diagrama geral da rota citoplasmática da degradação de proteínas. 1. ATP é requerido para a ativação AMP-P-P inicial da ubiquitina pela E1. Ubiquitina (o) AMP + PP; “a líticos especializados (chamados de lisossomos em células animais) e outra no citoplasma (ver também Capítulo 1). A rota citoplasmática de reciclagem proteica envolve a formação de uma ligação covalente ATP-dependente entre a proteína que será degradada e um pequeno polipeptídeo de 76 aminoácidos, chamado de ubiquitina. A adição de uma ou mais moléculas de ubiquitina a uma proteína é chamada de ubiquitinação. A ubiquitinação direciona uma proteína para sua destruição por um grande complexo proteolítico ATP-dependente, chamado de proteassomo 265, que reconhece especificamente essas moléculas “marcadas” (Figura 2.18). Mais de 90% das proteínas de vida curta nas células eucarióticas são degradados pela rota da ubiquitina. A ubiquitinação é iniciada quando a enzima ativadora de ubiquitina (E1) catalisa a adenilação ATP-dependente da porção C-terminal da ubiquitina. A ubiquitina adenilada é, então, transferida para um resíduo de cisteína em uma segunda enzima, a enzima conjugadora de ubiquitina (E2). As proteínas destinadas à degradação são ligadas por um terceiro tipo de proteína, a ubiquitina-ligase (E3). O complexo E2-ubiquitina, em seguida, transfere sua ubiquitina a um resíduo de lisina da proteína ligada à ES. Esse processo pode ocorrer várias vezes, formando um polímero de ubiquitina. A proteína ubiquitinada é, então, destinada a um proteassomo para degradação. Há uma infinidade de ubiquitina-ligases proteína-específicas que regulam a reciclagem de proteínas-alvo específicas (ver Capítulo 14). Será discutido um exemplo dessa rota, com mais detalhes, no Capítulo 19, quando será coberta a regulação do desenvolvimento pelo hormônio vegetal auxina.
Ferramentas para o estudo da função gênica Os indivíduos que contêm alterações específicas em sua sequência de DNA são denominados mutantes. A análise de mutantes é uma ferramenta extremamente poderosa que pode auxiliar os cientistas a inferir a função de um gene ou mapear sua localização nos cromossomos. Nesta seção, é discutido como mutantes são gerados e como eles podem ser usados em análises genéticas. Também são abordadas algumas ferramentas biotecnológicas modernas que permitem aos pesquisadores estudar ou manipular a expressão de genes. A análise

de mutantes pode ajudar a elucidar a função gênica Ao longo deste livro, são discutidos em detalhes os genes e as rotas genéticas envolvidos em funções fisiológicas 2. E1 transfere ubiquitina para E2. OB (E) 3. E3 medeia a transferência final da ubiguitina para uma proteína-alvo, que pode ser ubiquitinada por múltiplas unidades de ubiquitinas. VET dk e | Poliubiquitinação 4. A proteína ubiquitinada é direcionada para o proteassomo 265, onde é degradada. Peptídeos muitas vezes referindo-se a certos tipos de mutantes que permitiram aos pesquisadores entender os genes e as rotas em discussão. Por que um gene mutante é uma ferramenta mais poderosa para a elucidação da função dos genes do que o próprio gene normal, do tipo selvagem? O uso de mutantes para a identificação de genes depende da capacidade de distinguir um mutante de um indivíduo normal; portanto a alteração na sequência de nucleotídeos do mutante deve resultar em um fenótipo alterado. Se um mutante pode ser restaurado ao fenótipo normal com uma versão do tipo selvagem de um gene candidato, o pesquisador sabe que uma mutação no gene foi responsável, conferindo o fenótipo mutante originalmente observado. Esse método é chamado de complementação. Por exemplo, supõe-se que uma planta com uma mutação de um único gene mostre um atraso na produção de flores em comparação com o tipo selvagem. Se a sequência e a localização do gene responsável puderem ser determinadas, provavelmente aprende-se algo sobre os mecanismos envolvidos no desenvolvimento floral. Supõe-se agora que um pesquisador seja capaz de encontrar um gene no genoma mutante que difere do gene do tipo selvagem em sua sequência de DNA. Se o pesquisador puder mostrar que a transferência do gene do tipo selvagem para o mutante

restaura o fenótipo normal, pode-se estar razoavelmente certo de que o gene candidato desempenha um papel no início do florescimento. Na década de 1920, H. J. Muller e L. J. Stadler, independentemente, testaram os efeitos dos raios X sobre a estabilidade de cromossomos em moscas e em cevada, respectivamente. Os dois pesquisadores relataram mudanças hereditárias nos organismos tratados. Nos anos seguintes, foram desenvolvidas outras técnicas para induzir mutações. Essas técnicas incluem o uso de raios ultravioleta ou radiação com nêutrons rápidos e de produtos químicos mutagênicos. Por exemplo, o tratamento com etilmetanossulfonato (EMS) ocasiona a adição de um grupo etila a um nucleotídeo, geralmente guanina. Guanina etilada pareia com timina, em vez de citosina. A maquinaria de reparação do DNA celular, em seguida, substitui a guanina etilada com adenina, causando uma mutação permanente do par G/C para A/T naquele sítio. A mutagênese com radiação ou produtos químicos induz aleatoriamente alterações nucleotídicas ao longo do genoma. Existem várias formas de mapear uma mutação de seu cromossomo e, finalmente, clonar o gene afetado. O Tópico 2.2 na internet explica um método chamado de clonagem com base em mapeamento, que usa cruzamentos entre um mutante e uma planta do tipo selvagem e análise genética da prole para refinar a localização da mutação em um segmento curto do cromossomo, que é, então, sequenciado. Outro método de mutagênese é a inserção aleatória de transpósons em genes. Essa técnica envolve o cruzamento de uma planta de interesse com uma planta carregando um transpóson ativo e triagem de sua prole para fenótipos mutantes causados por inserção aleatória do transpóson em novos locais. Sendo a sequência do transpóson conhecida, essas mutações são “marcadas”, assim, as sequências Fragmentos de E = RNA obtidos da E— — E amostra de RNA > Biblioteca com —— — adaptadores O eee Reads sequenciados ATCGGC----(cerca de 100 pb de comprimento) Arcabouço do genoma ou genoma-base Reads alinhados Número de read's Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 73 de DNA adjacentes ao transpóson podem ser facilmente encontradas e analisadas para identificar o gene mutado. Essa técnica é chamada de etiquetamento de transpóson (transposon tagging) e é explicada em detalhes no Tópico 2.3 na internet. Técnicas moleculares podem medir a atividade dos genes Uma vez

que um gene de interesse tenha sido identificado, os cientistas estão geralmente interessados em onde e quando ele é expresso. Por exemplo, um gene pode ser expresso apenas em tecidos reprodutivos ou apenas em vegetativos. Da mesma forma, um gene pode codificar funções celulares em geral (chamadas de funções de manutenção) e ser expresso continuamente, ou pode codificar funções especiais e ser expresso apenas em resposta a certo estímulo, como um hormônio ou um estímulo ambiental. No passado, a análise transcricional (a determinação da quantidade de mRNA produzido a partir de um gene em determinado momento) era realizada principalmente em genes isolados. Ferramentas desenvolvidas para esse tipo de análise incluem Northern blotting, transcrição reversa ou reação em cadeia da polimerase (PCR, polymerase chain reaction) quantitativa (RT-PCR ou qPCR) e hibridização in situ. São encontradas aplicações de cada uma dessas técnicas ao longo deste livro. A disponibilidade crescente de sequências de genomas completos adicionou dois novos métodos ao arsenal das técnicas de RNA: análise por microarranjo e sequenciamento de RNA de alto desempenho (RNA-seg). Ambas as técnicas permitiram a investigação de uma amostra do transcriptoma, que é a soma de todos os genes transcritos em um dado momento. Pode-se encontrar mais sobre as técnicas de microarranjo no Tópico 2.4 na internet. O sequenciamento do transcriptoma — ou RNA-seq — é uma técnica que se baseia essencialmente no sequenciamento de cada molécula de mRNA em uma amostra, contando o número de moléculas para cada gene, e comparando essas abundâncias de mRNA com aquelas obtidas em uma amostra diferente (Figura 2.19). Para fazer isso, os mRNAs são transcritos reversamente em conjuntos de DNA complementar (CDNA). Utilizando-se uma das técnicas específicas disponíveis, cada molécula de cDNA é sequenciada, produzindo um read. Genes mais altamente expressos em uma amostra do que na outra produzirão mais moléculas de mRNA, e por isso levarão a mais moFigura 2.19 Fluxograma para análise da expressão gênica por RNA-seg. Os fragmentos de RNA são transcritos reversamente e os fragmentos de cDNA resultantes são ligados a adaptadores e segquenciados. Cada sequência é computacionalmente alinhada com sequências conhecidas do genoma do organismo. Quanto maior for o número de fragmentos de RNA (reads) por região Posição do nucleotídeo codificante, maior será a expressão do gene.

léculas de cDNA e, por último, a mais reads sequenciados. Para comparar de maneira mais eficiente a abundância de mRNAs entre duas amostras, o pesquisador deve ter o genoma sequenciado do organismo à disposição ou ao menos as sequências de DNA correspondentes às regiões transcritas do genoma (o transcriptoma). Os reads das duas amostras de mRNA a serem comparadas podem então ser alinhados com esse "genoma de referência". Utilizando-se análise computacional e estatística, pode-se determinar se o número de reads encontrado em uma amostra é diferente do número de reads na outra amostra. Com o declínio rápido do custo de sequenciamento, o RNA-seq está rapidamente tornando-se o método de escolha para a análise transcricional global do genoma. A abundância do RNA é, atualmente, muito mais fácil de mensurar do que a abundância proteica para qualquer gene. Embora a atividade transcricional de um gene seja relativamente uma boa indicação de seus níveis de proteína, não é correto que mudanças nos níveis de RNA e proteína estejam linearmente relacionadas. A análise de proteínas em escala genômica global ainda é trabalhosa e de alto custo. Porém, as técnicas, incluindo espectrometria de massas, estão sendo refinadas e utilizadas para analisar amostras representando a soma de todas as proteínas expressas, o que é chamado de proteoma. Como o estudo do transcriptoma é chamado de transcriptômica, o estudo do proteoma é chamado de proteômica. Devido às inovações tecnológicas, agora é possível estudar muitos aspectos de um organismo, não somente o transcriptoma ou o proteoma, em sua totalidade, em vez de uma molécula de cada vez. Tais análises globais com frequência são referidas como análises "ômicas". Por exemplo, o estudo de todos os metabólitos nas rotas fisiológicas é chamado de metabolômica, e a análise de todas as modificações epigenéticas no genoma de uma célula é referida como epigenômica. DNA genômico Célula Genes vir bacteriano bacteriana Plasmídio Tas LB T-DNA Genes para produção de hormônios e opinas (oncogenes) T-DNA tipo selvagem Borda esquerda (LB, left border) ! Borda direita (RB, right border) T-DNA engendrado 9 Gene de resistência a antibiótico Gene de interesse Fusões gênicas podem introduzir genes repórteres A identificação de um gene contendo uma mutação fornece informações sobre a localização desse gene no genoma e sobre o efeito de sua função

alterada no fenótipo da planta. A partir da sequência de um único gene, os cientistas podem fazer inferências sobre sua função celular, comparando a estrutura gênica com a de outros genes conhecidos. Por exemplo, certas regiões dentro do gene — chamadas de domínios — podem ter similaridade com domínios encontrados em certas famílias de genes, como as que codificam quinases, fosfatases ou receptores de membrana. No entanto, informações da sequência por si só não dão evidência direta da função celular do gene, nem indicam onde ou em que condições o gene está ativo na planta. Uma maneira de descobrir onde e quando determinado gene é expresso dentro de uma planta ou célula é mensurar a abundância de seu mRNA por um dos métodos já descritos. Outra maneira é fazer uma fusão de genes. Uma fusão gênica é uma construção artificial que combina parte do gene de interesse, por exemplo, o promotor, com outro gene, denominado gene repórter — o qual produz uma proteína facilmente detectável. Um exemplo de gene repórter é o gene da proteína verde fluorescente (GFP, green fluorescent protein), que produz uma proteína fluorescente que pode ser observada em uma planta intacta ou na célula, por microscopia de fluorescência (para um exemplo, ver Figura 19.18B). Lembre-se de que nem todos os genes são transcritos em todas as células vegetais a todo o momento. A expressão do gene é regulada por fatores de transcrição que fazem uma “sintonia fina” de sua atividade e permitem que ele seja transcrito apenas onde e quando for necessário. Se uma planta porta a fusão de um promotor e de um gene GFP em todas as suas células, GFP será expresso apenas nas células que normalmente expressam o gene cujo promotor foi fundido com esse gene. Em outras palavras, a fluorescência verde será visível onde e sempre que o gene sob investigação é expresso. Outro gene repórter frequentemente utilizado é o gene B-glucuronidase, em geral chamado de GUS. O sistema repórter GUS não necessita de luz fluorescente para ser visível, porém a desvantagem desse sistema é que, para visualizar a B-glucuronidase, o tecido tem que ser fixado Figura 2.20 Plasmídio indutor de tumores (Ti) da Agrobacterium. O plasmídio Ti é uma peça extracromossômica circular de DNA contida no interior da célula bacteriana. Uma porção desse plasmídio, o DNA de transferência (T-DNA), é transferida para a planta infectada, onde é inserida no genoma nuclear da planta. Os genes de virulência (vir), localizados em outra parte do plasmídio Ti, são essenciais para o

início da transferência de T-DNA. O T-DNA do plasmídio Ti do tipo selvagem contém genes para a produção de hormônios vegetais e aminoácidos não proteicos (opinas). Quando Agrobacterium é utilizada para a transformação de plantas, os genes de hormônios e opinas são removidos e substituídos pelo gene de interesse, muitas vezes acoplado a um gene repórter selecionável, como um gene para resistência a antibióticos.

(morto) e então mergulhado em um substrato líquido, o qual causa o aparecimento de uma cor azul naqueles tecidos que expressam GUS (para um exemplo, ver Figura 19.24). Para transformar plantas com fusões de genes, como genes repórteres ou aqueles por análise de complementação, os cientistas têm aproveitado o poder de Agrobacterium tumefaciens, um patógeno microbiano de plantas. Essa bactéria faz as plantas infectadas produzirem hormônios de crescimento, os quais induzem a formação de um tumor chamado de galha da coroa (ver Figura 15.11B). A doença da galha da coroa é um sério problema em determinadas culturas agrícolas, como em árvores frutíferas, uma vez que pode reduzir a produtividade da cultura e diminuir a saúde geral da planta. A Agrobacterium tumefaciens por vezes é referida como engenheiro genético natural, por sua capacidade de transformar células vegetais com um pequeno subconjunto de seus próprios genes. Os genes transferidos para o genoma vegetal são parte de uma peça circular de DNA extracromossômico chamado de plasmídio indutor de tumores (Ti, tumor-inducing) (Figura 2.20). O plasmídio Ti contém uma série de genes de virulência (vir), assim como uma região chamada de DNA de transferência (T-DNA). Os genes vir são necessários para iniciar e conduzir a transferência do T-DNA para a célula vegetal. Uma vez transferido, o T-DNA insere-se aleatoriamente no genoma nuclear da planta. Ele carrega genes com duas funções gerais: primeiro, a indução da galha da coroa, que irá proporcionar um hábitat para a bactéria, e, segundo, a produção de aminoá(o) | (e di cH30 OCH; OH Agrobacterium Acetosseringona Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 75 cidos não proteicos chamados de opinas, que são utilizados pela bactéria como fonte de energia metabólica. Uma visão geral das etapas envolvidas na transformação de plantas por Agrobacterium é mostrada na Figura 2.21. Uma descrição mais detalhada do mecanismo de transformação pode ser encontrada no Tópico 2.5 na internet. Dado que a Agrobacterium em geral é um patógeno de plantas, como pode ser uma ferramenta biotecnológica útil? Quando a Agrobacterium é usada no laboratório, os cientistas utilizam uma cepa contendo um plasmídio Ti modificado. Os genes dos hormônios e das opinas são removidos do T-DNA e um gene de interesse é inserido em seu lugar (ver Figura 2.20). Com frequência, um gene que confere resistência a um antibiótico é adicionado

como um gene marcador selecionável. O plasmídio Ti reconstruído é, então, inserido na Agrobacterium. Qualquer gene agora contido dentro do T-DNA será transferido para uma célula vegetal infectada com a bactéria engendrada. O gene de resistência a antibióticos permite ao pesquisador rastrear facilmente as células transformadas, já que somente as células transformadas sobreviverão quando cultivadas na presença do antibiótico. As plantas podem ser infectadas com bactérias engendradas por diversas maneiras. Pequenos segmentos de folhas podem ser cortados de uma planta e cocultivados com uma solução da bactérias, antes de cultivar as células vegetais purificadas em um meio de cultura de tecidos. A seguir, os hormônios vegetais auxina e citocinina são utilizados para estimular a geração de raízes e partes aéreas a partir do tecido, respectivamente. Essa técnica, em última análise, produz uma planta adulta transformada. Algumas plantas, incluindo Arabidopsis, são tão facilmente transformadas que apenas mergulhar as flores em uma suspensão das bactérias é suficiente para resultar em embriões transformados na geração seguinte. Além de transformação mediada por Agrobacterium, várias outras técnicas têm sido desenvolvidas para incorporar Dano (lesão) Ed Transporte Receptores (Vir A/G) . [Indução do Gene vir gene vir Integração Plasmídio Ti T-DNA , Excisão Fo E au Ne da planta Núcleo Citocinina Auxina Opinas Figura 2.21 Infecção de células vegetais com Agrobacterium.

Gás hélio mm | Disco com DNA coberto com partículas de ouro Membrana restritiva Disco parado pela tela ou peneira (screen) (projéteis de DNA cobertos com ouro) Tecido-alvo da planta Figura 2.22 Transformação de célula de planta utilizando o “gene gun”. genes estranhos aos genomas vegetais. Uma dessas técnicas é a fusão de duas células vegetais com diferentes informações genômicas, chamada de fusão de protoplastos. Outra técnica é a biobalística, algumas vezes também chamada de técnica gene gun (arma de genes), em que pequenas partículas de ouro revestidas com a construção genética de interesse são disparadas em células cultivadas em placas de cultura (Figura 2.22). O material genético é então incorporado aleatoriamente aos genomas das células. As células podem, então, ser transferidas para um meio de cultura sólido e cultivadas até se tornarem indivíduos transgênicos maduros. Modificação genética de plantas cultivadas Os seres humanos têm modificado, por muitos séculos, plantas cultivadas por meio do melhoramento seletivo, produzindo cultivares que têm rendimentos mais elevados, são mais adaptados a climas específicos ou resistentes a fitopatógenos. Por exemplo, os cultivares modernos de milho são os descendentes domesticados de uma subespécie do gênero Zea, conhecida como teosinto (Figura 2.23). Como é evidente pela figura, o melhoramento e a domesticação modificaram substancialmente essa cultura desde sua forma original. Da mesma maneira, o melhoramento seletivo tem produzido tomates que são muito maiores do que os frutos da espécie progenitora original. O melhoramento tem produzido até espécies totalmente novas, como o trigo do pão comum, Triticum aestivum, o qual é alo-hexaploide e surgiu a partir da polinização cruzada de três espécies progenitoras diferentes. Enquanto as técnicas clássicas do melhoramento dependem de recombinação genética aleatória de caracteres em espécies sexualmente compatíveis, a biotecnologia permite a transferência de um número controlado de genes entre espécies que não podem ser cruzadas com sucesso. Discute-se, agora, como o melhoramento clássico difere do melhoramento que utiliza ferramentas biotecnológicas. No melhoramento genético clássico, características desejáveis são introduzidas em linhagens agrícolas de elite mediante polinização cruzada de dois cultivares e seleção dessas características entre os

descendentes. Uma desvantagem dessa abordagem é que as contribuições genéticas de ambos os progenitores são embaralhadas na meiose, de modo que características indesejáveis podem ser introduzidas na linhagem receptora, junto com as desejáveis. Os caracteres indesejáveis devem novamente ser melhorados por retrocruzamentos repetidos, frequentemente laboriosos, com a linhagem de elite para manter as características desejáveis. As ferramentas biotecnológicas contornam esse problema, permitindo somente a inserção do gene desejado na planta receptora, na maioria das vezes por transformação mediada por Agrobacterium ou por biobalística. As plantas produzidas dessa maneira costumam ser referidas como organismos geneticamente modificados (OGMs). Há três diferenças essenciais entre os OGMs e os cultivares convencionalmente melhorados: 1. A transferência de genes nos OGMs ocorre no laboratório e não necessita de cruzamento. 2. Os genes dos doadores dos OGMs podem ser derivados de qualquer organismo, não apenas aqueles com os quais o receptor pode ser cruzado com sucesso. 3. Os OGMs podem transportar construções de genes que são o produto da junção de uma diversidade de componentes genéticos que, em conjunto, produzem genes com novos usos (p. ex. a fusão de um gene promotor, GFP, descrito anteriormente). Figura 2.23 Melhoramento clássico e domesticação da gramínea selvagem teosinto (à esquerda) levaram à planta cultivada Zea mays (milho; à direita), ao longo de centenas de anos. (Cortesia de John Doebly.)

Serão vistos alguns exemplos de genes normalmente usados para modificar culturas vegetais. Transgenes podem conferir resistência a herbicidas ou a pragas de plantas Qualquer gene transferido artificialmente para um organismo é referido como um transgene. Mais frequentemente, transgenes são introduzidos de uma espécie para outra. Entretanto, alguns pesquisadores preferem distinguir a transferência gênica entre espécies sexualmente compatíveis que podem também trocar material genético pelo melhoramento clássico (cisgenia) daquela transferência gênica entre espécies que não podem cruzar naturalmente, para as quais esses pesquisadores reservam o termo transgenia. Atualmente, dois dos tipos de transgenes mais comumente utilizados em culturas comerciais são genes que permitem que as plantas resistam a aplicações de herbicidas ou ao ataque por determinados insetos. A invasão de plantas indesejáveis e a infestação de insetos são duas das principais causas de reduções na produtividade na agricultura. Plantas que carregam um transgene para resistência ao glifosato sobreviverão, no campo, à aplicação desse herbicida (comercialmente, Roundup), que mata as ervas indesejáveis, mas não prejudica as plantas de culturas resistentes. O glifosato inibe a enzima enolpiruvalchiquimato-3-fosfato-sintase (EPSPS), que catalisa uma reação-chave na via do ácido chiquímico, uma rota metabólica específica de plantas, necessária para a produção de muitos compostos secundários, incluindo auxina e aminoácidos aromáticos (ver Apêndice 4 na internet). As plantas glifosato-resistentes carregam um gene que codifica uma forma bacteriana do EPSPS, insensível ao herbicida, ou construções de transgenes que fusionam promotores de alta atividade com o tipo selvagem do gene EPSPS, alcançando a resistência a herbicidas por superprodução da enzima. Outro transgene comumente usado codifica uma toxina inseticida proveniente da bactéria do solo Bacillus thuringiensis (Bt). A toxina Bt interfere em um receptor encontrado apenas no intestino das larvas de certos insetos, finalmente matando-as. Plantas expressando a toxina Bt é | Gorangeranitos 4 Fitoeno sintase Licopeno ciclase Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 77 são tóxicas a insetos suscetíveis, porém inofensivas à maioria dos organismos, incluindo espécies de insetos não alvo. Plantas transgênicas com valor nutricional maior também estão sendo desenvolvidas. Todos os anos, segundo a Organização

Mundial da Saúde, a deficiência de vitamina A na dieta causa cegueira em pelo menos 500 mil crianças em países em desenvolvimento. Muitas dessas crianças vivem no sudeste da Ásia, onde o arroz é a parte principal da dieta. Embora o arroz sintetize níveis altos de B-caroteno (pró-vitamina A) em suas folhas, seu endosperma, que compõe o volume do grão, normalmente não expressa os genes necessários para as três etapas da rota de biossíntese de B-caroteno. Para superar esse bloqueio, Ingo Potrykus, Peter Beyer e colaboradores desenvolveram novas variedades de arroz que carregam genes de outras espécies que podem completar a rota de biossíntese de B-caroteno (Figura 2.24). A variedade mais eficiente utiliza dois transgenes: um gene da fitoeno sintase do milho e um gene bacteriano da caroteno dessaturase. Em conjunto, esses dois genes permitem que a planta de arroz acumule grandes quantidades de B-caroteno. Enfrentando muitos obstáculos reguladores e de propriedade intelectual, esse "arroz dourado" foi testado, porém não foi liberado para uso público até o momento desta impressão. Essa não foi a primeira vez que o conteúdo de B-caroteno de uma cultura agrícola foi alterado. Cenouras, por exemplo, eram vermelhas ou amarelas antes do século XVII, quando um horticultor holandês selecionou as primeiras variedades de cor laranja. Outros pesquisadores estão desenvolvendo plantas transgênicas que expressam vacinas em seus frutos comestíveis, como uma alternativa mais conveniente de vacinar as pessoas em partes do mundo cujas instalações médicas são insuficientes para a administração de vacinas convencionais. Organismos geneticamente modificados são controversos O desenvolvimento de OGMs não foi saudado com apoio e entusiasmo universal. Apesar do enorme potencial humanitário dos OGMs, muitos indivíduos, bem como Figura 2.24 O arroz dourado foi produzido por meio da inserção de dois genes estranhos envolvidos na síntese de B-caroteno no arroz. (A) Rota de biossíntese de B-caroteno no arroz dourado. (B) O arroz branco normal (à esquerda) comparado com o arroz dourado (à direita). (Foto cortesia do Golden Rice Humanitarian Board, www.goldenrice.org.)

os governos de alguns países, olham os OGMs com desconfiança e preocupação. Os opositores do uso da biotecnologia na agricultura citam, por exemplo, a possibilidade de, inadvertidamente, serem produzidas culturas que expressam alérgenos provenientes de outras espécies. Eles também se preocupam com o fato de que o uso excessivo de genes codificando a toxina Bt possa selecionar insetos que desenvolveram resistência à toxina, ou que o pólen levado pelo vento de culturas transgênicas resistentes a herbicidas possa polinizar espécies selvagens próximas, portanto produzindo ervas indesejáveis com resistência a herbicidas ou contaminando culturas orgânicas com transgenes. A preocupação de que a ingestão de alimentos OGMs atualmente cultivados e comercializados cause riscos para a saúde humana até agora não tem sido provada, de acordo com a Organização Mundial da Saúde. Enquanto muitas questões considerando os OGMs têm sido endereçadas pelos proponentes da biotecnologia de plantas, a pesquisa está avançando no monitoramento dos efeitos das novas tecnologias sobre a saúde humana e o meio ambiente. Ao final, a controvérsia pode cair nesta questão: o quanto de risco é aceitável na tentativa de satisfazer as necessidades de alimento, vestimentas e abrigo de uma população mundial em constante crescimento? RESUMO O genótipo, as modificações epigenéticas de seu DNA e o ambiente no qual vive determinam o fenótipo de uma planta. Entender completamente a fisiologia de uma planta requer o entendimento de como o genótipo (nuclear, mitocondrial e plastidial) é traduzido em fenótipo. Organização do genoma nuclear e As marcas estruturais mais proeminentes dos cromossomos são os centrômeros, os telômeros e as regiões organizadoras do nucléolo (RONS) (Figura 2.1). A heterocromatina (sequências de DNA altamente repetitivo) é transcricionalmente menos ativa do que a eucromatina. Transpósons são sequências de DNA móveis dentro do genoma nuclear. Alguns podem se inserir em novos locais ao longo dos cromossomos (Figura 2.2). Transpósons ativos podem prejudicar de modo significativo seu hospedeiro, mas a maioria dos elementos móveis é inativada por modificações epigenéticas, como a metilação. (Figura 2.3). As modificações epigenéticas são controladas pela metilação do DNA, pela acetilação e pela metilação de histonas. A meiose permite a recombinação de genes e a redução

organizada do genoma para metade de seus cromossomos (Figura 2.5). Todas as linhagens de angiospermas experimentaram a duplicação do genoma ao menos uma vez em suas histórias evolutivas. Muitas espécies vegetais modernas são poliploides, por causa da duplicação genômica dentro de uma espécie (autopoliploidia) ou devido à duplicação genômica em associação com a hibridização de duas ou mais espécies (alopoliploidia) (Figura 2.7). As assinaturas genômicas da poliploidia ancestral (paleopoliploidia) podem ser detectadas em muitos genomas de plantas modernas. As respostas fenotípicas e fisiológicas à poliploidia são variáveis e frequentemente imprevisíveis. Poliploides têm múltiplos de genomas completos; esse equilibrio genômico alterado pode distinguir fenotipicamente os poliploides, em especial os alopoliploides, de seus progenitores e pode levar à especiação (Figura 2.10). Genomas citoplasmáticos em plantas: mitocôndrias e plastídios e Em sua maioria, os genomas organelares são encontrados em múltiplas cópias do genoma da mesma molécula de DNA. e A genética organelar não obedece às leis de Mendel, mas geralmente mostra herança uniparental e segregação vegetativa (Figura 2.11). Regulação transcricional da expressão gênica nuclear e A expressão gênica é regulada em vários níveis: transcricional, pós-transcricional e pós-traducional. e Para genes que codificam proteínas, a RNA-polimerase II liga-se à região promotora e requer fatores de transcrição gerais e outras proteínas reguladoras para iniciar a transcrição gênica (Figuras 2.12, 2.13). e Modificações epigenéticas, como a metilação do DNA e a metilação e a acetilação de proteínas histonas, ajudam a determinar a atividade dos genes (Figura 2.14). Regulação pós-transcricional da expressão gênica nuclear Proteínas de ligação ao RNA podem estabilizar o mRNA ou promover sua degradação. A rota do RNA de interferência (RNAi) é uma resposta pós-transcricional que leva ao silenciamento de transcritos específicos. Micro-RNAs (miRNAs) auxiliam na regulação gênica. RNAs de interferência curtos (siRNAs) ajudam a manter a heterocromatina transcricionalmente inativa ou atuam como um sistema molecular imunológico contra vírus (Figuras 2.15-2.17). Proteínas marcadas com um pequeno polipeptídeo chamado ubiquitina são alvo de destruição pelo proteassomo (Figura 2.18). Ferramentas para o estudo da função gênica e As ferramentas desenvolvidas para a análise da transcrição de genes isolados incluem Northern blotting, transcrição reversa ou

reação em cadeia da polimerase quantitativa (RT-PCR ou gPCR) e hibridização in situ.

RESUMO

O genótipo, as modificações epigenéticas de seu DNA e o ambiente no qual vive determinam o fenótipo de uma planta. Entender completamente a fisiologia de uma planta requer o entendimento de como o genótipo (nuclear, mitocondrial e plastidial) é traduzido em fenótipo.

Organização do genoma nuclear

- As marcas estruturais mais proeminentes dos cromossomos são os centrômeros, os telômeros e as regiões organizadoras do nucléolo (RONs) (**Figura 2.1**).
- A heterocromatina (sequências de DNA altamente repetitivo) é transcricionalmente menos ativa do que a eucromatina.
- Transpósons são sequências de DNA móveis dentro do genoma nuclear. Alguns podem se inserir em novos locais ao longo dos cromossomos (**Figura 2.2**).
- Transpósons ativos podem prejudicar de modo significativo seu hospedeiro, mas a maioria dos elementos móveis é inativada por modificações epigenéticas, como a metilação. (**Figura 2.3**).
- As modificações epigenéticas são controladas pela metilação do DNA, pela acetilação e pela metilação de histonas.
- A meiose permite a recombinação de genes e a redução organizada do genoma para metade de seus cromossomos (**Figura 2.5**).
- Todas as linhagens de angiospermas experimentaram a duplicação do genoma ao menos uma vez em suas histórias evolutivas. Muitas espécies vegetais modernas são poliploides, por causa da duplicação genômica dentro de uma espécie (autopoliploidia) ou devido à duplicação genômica em associação com a hibridização de duas ou mais espécies (alopoliploidia) (**Figura 2.7**).
- As assinaturas genômicas da poliploidia ancestral (paleopoliploidia) podem ser detectadas em muitos genomas de plantas modernas.
- As respostas fenotípicas e fisiológicas à poliploidia são variáveis e frequentemente imprevisíveis.
- Poliploides têm múltiplos de genomas completos; esse equilíbrio genômico alterado pode distinguir fenotipicamente os poliploides, em especial os alopoliploides, de seus progenitores e pode levar à especiação (**Figura 2.10**).

Genomas citoplasmáticos em plantas: mitocôndrias e plastídios

- Em sua maioria, os genomas organelares são encontrados em múltiplas cópias do genoma da mesma molécula de DNA.
- A genética organelar não obedece às leis de Mendel, mas geralmente mostra herança uniparental e segregação vegetativa (**Figura 2.11**).

Regulação transcricional da expressão gênica nuclear

- A expressão gênica é regulada em vários níveis: transcricional, pós-transcricional e pós-traducional.
- Para genes que codificam proteínas, a RNA-polimerase II liga-se à região promotora e requer fatores de transcrição gerais e outras proteínas reguladoras para iniciar a transcrição gênica (**Figuras 2.12, 2.13**).
- Modificações epigenéticas, como a metilação do DNA e a metilação e a acetilação de proteínas histonas, ajudam a determinar a atividade dos genes (**Figura 2.14**).

Regulação pós-transcricional da expressão gênica nuclear

- Proteínas de ligação ao RNA podem estabilizar o mRNA ou promover sua degradação.
- A rota do RNA de interferência (RNAi) é uma resposta pós-transcricional que leva ao silenciamento de transcritos específicos. Micro-RNAs (miRNAs) auxiliam na regulação gênica. RNAs de interferência curtos (siRNAs) ajudam a manter a heterocromatina transcricionalmente inativa ou atuam como um sistema molecular imunológico contra vírus (**Figuras 2.15-2.17**).
- Proteínas marcadas com um pequeno polipeptídeo chamado ubiquitina são alvo de destruição pelo proteassomo (**Figura 2.18**).

Ferramentas para o estudo da função gênica

- As ferramentas desenvolvidas para a análise da transcrição de genes isolados incluem *Northern blotting*, transcrição reversa ou reação em cadeia da polimerase quantitativa (RT-PCR ou qPCR) e hibridização *in situ*.

e As tecnologias de microarranjos e RNA-seq utilizam informação do sequenciamento de genomas para análise de alto rendimento da expressão gênica (Figura 2.19). e As fusões de genes repórteres contêm parte de um gene de interesse (p. ex., o promotor) fusionada com um gene repórter que codifica uma proteína que pode ser prontamente detectada quando expressa. Tais construções podem ser usadas para monitorar onde e quando um gene em particular está ativo. e Agrobacterium pode transformar células vegetais quando os genes-alvo são transferidos do plasmídio bacteriano, chamado de plasmídio de indução de tumores (Ti) (Figuras 2.20, 2.21). Capítulo 2 e Estrutura do Genoma e Expressão Gênica 719 Modificação genética de plantas cultivadas e Diferentemente do melhoramento seletivo clássico, a bioengenharia permite a transferência de genes específicos, entre espécies que não podem ser cruzadas com sucesso ou entre espécies que se cruzam, como um meio para uma transferência gênica mais precisa do que é possível pelo melhoramento tradicional. e Genes transferidos artificialmente podem conferir resistência a herbicidas ou a pragas de plantas, ou promover melhora nutricional. MATERIAL DA INTERNET e Tópico 2.1 Padrões de herança de genomas plastidiais Genomas de plastídios são herdados de forma não mendeliana. e Tópico 2.2 Mapeamento por recombinação e clonagem gênica: visão geral Clonagem com base em mapeamento pode ser usada para isolar genes envolvidos em um fenótipo de interesse. e Tópico 2.3 Etiquetamento de transpóson Mutagênese utilizando elementos transponíveis é outra abordagem na identificação gênica. e Tópico 2.4 Tecnologia do microarranjo A tecnologia do microarranjo permite a medida em escala genômica da expressão gênica e outras características do genoma. e Tópico 2.5 Transformação por Agrobacterium Agrobacterium, um fitopatógeno que transforma naturalmente sua planta hospedeira, tornou-se uma ferramenta importante para a biotecnologia. Leituras sugeridas Allen, J. F. (2003) The function of genomes in bioenergetic organelles. Phil. Trans. R. Soc. B. 358: 19-37. Bendich, A. (2013) DNA abandonment and the mechanisms of uniparental inheritance of mitochondria and chloroplasts. Chromosome Res. 21: 287-296. Birchler, J. A. Gao, Z., Sharma, A. Presting, G. G. and Han, F. (2011) Epigenetic aspects of centromere function in plants. Curr. Opin. Plant Biol. 14: 217-222. Chen, X. (2012) Small RNAs in development—insights from plants.

Curr. Opin. Genet. Develop. 22: 361-367. Chen, Z. J. (2007) Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. Annu. Rev. Plant Biol. Mol. Biol. 58: 377-406. Ghildiyal, M., and Zamore, P. D. (2009) Small silencing RNAs: an expanding universe. Nat. Rev. Genet. 10: 94-108. Gill N. Hans, €.S, and Jackson, S. (2008) An overview of plant chromosome structure. Cytogenet. Genome Res. 120: 194-201. Grandont, L., Jenczewski, E., and Lloyd, A. (2013) Meiosis and its deviations in polyploid plants. Cytogenet. Genome Res. 140:171-84. Jiao, Y., Wickett, N.]., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. 8, Landherr, L. Ralph, P. E. Tomsho, L. P, Hu, Y. Liang, H, Soltis, P.S. Soltis, D. E., Clifton, S. W., Schlarbaum, S. E, Schuster, S. C, Ma, H, Leebens-Mack, J., and dePamphilis, C.W. (2011) Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. Nature 473: 97-100. Leitch, A. R, and Leitch, I. J. (2008) Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants. Science 320: 481-483. Liu, €, Lu, F, Cui, X, and Cao, X. (2010) Histone methylation in higher plants. Anmu. Rev. Plant Biol. 61: 395-420. Madlung, A., and Wendel, J. F. (2013) Genetic and epigenetic aspects of polyploid evolution in plants. Cytogenet. Genome Res. 140: 270-285. Mogensen, L. (1996) The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. Am. J. Bot. 83: 383-404. Parisod, C., Alix, K,, Just, J., Petit, M., Sarilar, V. Mhiri, C, Ainouche, M., Chalhoub, B., and Grandbastien, M.-A. (2010) Impact of transposable elements on the organization and function of allopolyploid genomes. New Phytol. 186: 37-45.

- As tecnologias de microarranjos e RNA-seq utilizam informação do sequenciamento de genomas para análise de alto rendimento da expressão gênica (**Figura 2.19**).
- As fusões de genes repórteres contêm parte de um gene de interesse (p. ex., o promotor) fusionada com um gene repórter que codifica uma proteína que pode ser prontamente detectada quando expressa. Tais construções podem ser usadas para monitorar onde e quando um gene em particular está ativo.
- *Agrobacterium* pode transformar células vegetais quando os genes-alvo são transferidos do plasmídio bacteriano, chamado de plasmídio de indução de tumores (Ti) (**Figuras 2.20, 2.21**).

Modificação genética de plantas cultivadas

- Diferentemente do melhoramento seletivo clássico, a bioengenharia permite a transferência de genes específicos, entre espécies que não podem ser cruzadas com sucesso ou entre espécies que se cruzam, como um meio para uma transferência gênica mais precisa do que é possível pelo melhoramento tradicional.
- Genes transferidos artificialmente podem conferir resistência a herbicidas ou a pragas de plantas, ou promover melhora nutricional.

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 2.1 **Padrões de herança de genomas plastidiais** Genomas de plastídios são herdados de forma não mendeliana.
- Tópico 2.2 **Mapeamento por recombinação e clonagem gênica: visão geral** Clonagem com base em mapeamento pode ser usada para isolar genes envolvidos em um fenótipo de interesse.
- Tópico 2.3 **Etiquetamento de transpóson** Mutagênese utilizando elementos transponíveis é outra abordagem na identificação gênica.
- Tópico 2.4 **Tecnologia do microarranjo** A tecnologia do microarranjo permite a medida em escala genômica da expressão gênica e outras características do genoma.
- Tópico 2.5 **Transformação por *Agrobacterium*** *Agrobacterium*, um fitopatógeno que transforma naturalmente sua planta hospedeira, tornou-se uma ferramenta importante para a biotecnologia.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

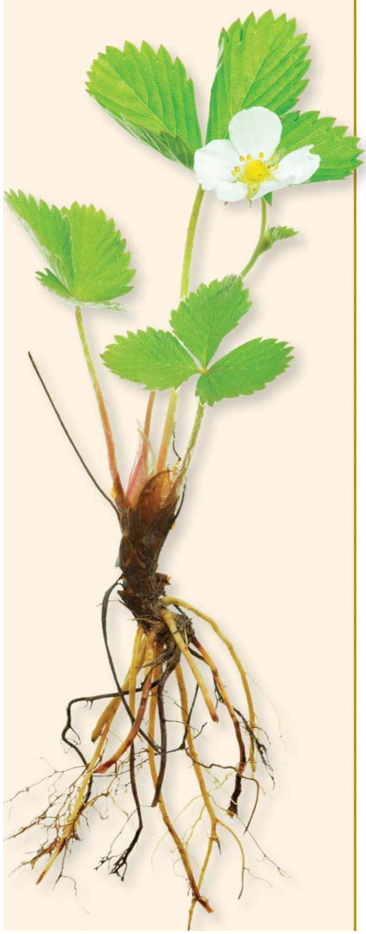
UNIDADE Transporte e Translocação de Agua e Solutos

UNIDADE | Capítulo 3 Água e Células Vegetais Capítulo 4 Balanço Hídrico das Plantas Capítulo 5 Nutrição Mineral Capítulo 6 Transporte de Solutos

Água e Células Vegetais água desempenha um papel fundamental na vida da planta. A fotossíntese exige que as plantas retirem dióxido de carbono da atmosfera e, ao mesmo tempo, as expõe à perda de água e à ameaça de desidratação. Para impedir a dessecação das folhas, a água deve ser absorvida pelas raízes e transportada ao longo do corpo da planta. Mesmo pequenos desequilíbrios entre a absorção e o transporte de água e a perda desta para a atmosfera podem causar déficits hídricos e o funcionamento ineficiente de inúmeros processos celulares. Portanto, equilibrar a absorção, o transporte e a perda de água representa um importante desafio para as plantas terrestres. Uma grande diferença entre células animais e vegetais, e que tem um impacto imenso sobre suas respectivas relações hídricas, é que as células vegetais têm paredes celulares. As paredes celulares permitem às células vegetais desenvolverem enormes pressões hidrostáticas internas, denominadas pressão de turgor. A pressão de turgor é essencial para muitos processos fisiológicos, incluindo expansão celular, abertura estomática, transporte no floema e vários processos de transporte através de membranas. A pressão de turgor também contribui para a rigidez e a estabilidade mecânica de tecidos vegetais não lignificados. Neste capítulo, considera-se de que forma a água se movimenta para dentro e para fora das células vegetais, enfatizando as suas propriedades moleculares e as forças físicas que influenciam seu movimento em nível celular. A água na vida das plantas De todos os recursos de que as plantas necessitam para crescer e funcionar, a água é o mais abundante e, frequentemente, o mais limitante. A prática da irrigação de culturas reflete o fato de que a água é um recurso-chave que limita a produtividade agrícola (Figura 3.1). A disponibilidade de água, da mesma forma, limita a produtividade de ecossistemas naturais (Figura 3.2), levando a diferenças marcantes na vegetação ao longo de gradientes de precipitação. A água com frequência é um recurso limitante para as plantas, embora menos para os animais, porque elas a utilizam em enormes quantidades. A maior parte (cerca de 97%) da água absorvida pelas raízes é transportada pela planta e evaporada pelas superfícies foliares. Essa perda de água denomina-se transpiração. Por outro lado, apenas uma pequena quantidade da água absorvida pelas raízes realmente permanece na planta para suprir o crescimento (cerca de 2%) ou para ser consumida nas

reações bioquímicas da fotossíntese e em outros processos metabólicos (cerca de 1%).

3



84 Unidade | o 1 - e Cevada, 1976 e Trigo, 1979 | I I] 0 100 200 300 400 Água utilizada pelas culturas (mm) Produtividade das culturas (toneladas ha”!) Figura 3.1 Produtividade de grãos em função da água utilizada em uma gama de tratamentos de irrigação para cevada em 1976 e trigo em 1979 no sudeste da Inglaterra. (De Jones, 1992; dados de Day et al., 1978, e Innes & Blackwell, 1981.) A perda de água para a atmosfera parece ser uma consequência inevitável da realização da fotossíntese em ambiente terrestre. A absorção de CO, está acoplada à perda de água por meio de uma rota difusional comum: à medida que o CO, se difunde para dentro das folhas, o vapor de água difunde-se para fora. Uma vez que o gradiente motor da perda de água pelas folhas é muito maior que o da absorção de CO,, cerca de 400 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO, obtida. Esse intercâmbio desfavorável teve grande influência na evolução da forma e da função da planta e explica por que a água desempenha um papel-chave na fisiologia vegetal. Inicialmente, será considerado como a estrutura da água origina algumas de suas propriedades físicas exclusivas. Após, são examinadas as bases físicas do movimento 1.500 1.000 500 Produtividade (g seca m? ano?) | 0 0,5 1,0 1,5 2,0 Precipitação anual (m) Figura 3.2 Produtividade de vários ecossistemas em função da precipitação anual. A produtividade foi estimada pelo acúmulo líquido de matéria orgânica acima do solo durante o crescimento e a reprodução. (De Whittaker, 1970.) Transporte e Translocação de Água e Solutos da água, o conceito de potencial hídrico e a aplicação desse conceito às relações hídricas celulares. A estrutura e as propriedades da água A água tem propriedades especiais que lhe permitem atuar como um solvente de amplo espectro e ser prontamente transportada ao longo do corpo da planta. Essas propriedades derivam principalmente da capacidade de formar pontes de hidrogênio e da estrutura polar da molécula de água. Nesta seção, examina-se como a formação de pontes de hidrogênio contribui para o alto calor específico, a tensão superficial e a resistência à tensão da água. A água é uma molécula polar que forma pontes de hidrogênio A molécula de água consiste em um átomo de oxigênio covalentemente ligado a dois átomos de hidrogênio (Figura 3.34). Por ser mais eletronegativo do que o hidrogênio, o oxigênio tende a atrair os elétrons da ligação covalente. Essa atração resulta em uma carga parcial negativa na

extremidade da molécula formada pelo oxigênio e em uma carga parcial positiva em cada hidrogênio, tornando a água uma molécula polar. Essas cargas parciais são iguais, de modo que a molécula de água não possui carga líquida. As moléculas de água apresentam forma tetraédrica. Em dois pontos do tetraedro estão os átomos de hidrogênio, cada um com uma carga parcial positiva. Os outros dois pontos do tetraedro contêm pares solitários de elétrons, cada um com uma carga parcial negativa. Portanto, cada molécula de água tem dois polos positivos e dois polos negativos. Essas cargas parciais opostas criam atrações eletrostáticas entre as moléculas de água, conhecidas como pontes de hidrogênio (Figura 3.3B). As pontes de hidrogênio recebem esse nome pelo fato de que pontes eletrostáticas efetivas são formadas unicamente quando átomos altamente eletronegativos, como o oxigênio, são ligados covalentemente ao hidrogênio. A razão para isso é que o pequeno tamanho do átomo de hidrogênio permite às cargas parciais positivas serem mais concentradas e, portanto, mais eficazes na atração eletrostática. As pontes de hidrogênio são responsáveis por muitas das propriedades físicas incomuns da água. A água pode formar até quatro pontes de hidrogênio com as moléculas de água adjacentes, resultando em interações intermoleculares muito fortes. As pontes de hidrogênio também podem se formar entre a água e outras moléculas que contenham átomos eletronegativos (O ou N), em especial quando estes são ligados covalentemente ao H. A água é um excelente solvente A água dissolve quantidades maiores de uma variedade mais ampla de substâncias que outros solventes correlatos. Sua versatilidade como solvente se deve, em parte, ao pequeno tamanho da sua molécula. Entretanto, é sua capacidade de formar pontes de hidrogênio e sua estrutura polar

(A) (B) at Pares solitários st H a ge [o : — Ponte de Duas moléculas hidrogênio de água Pares de á elétrons ô compartilhados 8 H O Figura 3.3 Estrutura da molécula de água. (A) A forte eletronegatividade do átomo de oxigênio significa que os dois elétrons que formam a ligação covalente com o hidrogênio são compartilhados desigualmente, de modo que cada átomo de hidrogênio tem uma carga parcial positiva. Cada um dos dois pares solitários de elétrons do átomo de oxigênio produz uma carga parcial negativa. (B) As cargas parciais opostas (5 e 5?) na molécula de água levam à formação de pontes de hidrogênio intermoleculares com outras moléculas de água. O oxigênio tem seis elétrons nos orbitais externos; cada hidrogênio tem um. que a tornam um solvente particularmente bom para substâncias iônicas e para moléculas como açúcares e proteínas, que contêm grupos polares -OH ou grupos -NH.. As pontes de hidrogênio entre moléculas de água e íons e entre água e solutos polares reduzem efetivamente a interação eletrostática entre substâncias carregadas e, desse modo, aumentam sua solubilidade. De modo similar, as pontes de hidrogênio entre macromoléculas, como proteínas e ácidos nucleicos, reduzem as interações entre elas, auxiliando, portanto, a mantê-las em solução. A água tem propriedades térmicas características em relação a seu tamanho As numerosas pontes de hidrogênio entre as moléculas de água fazem com que ela tenha um alto calor específico e um alto calor latente de vaporização. Calor específico é a energia calorífica exigida para aumentar a temperatura de uma substância em uma quantidade definida. Temperatura é uma medida da energia cinética molecular (energia de movimento). Quando a temperatura da água é aumentada, as moléculas vibram mais rapidamente e com maior amplitude. As pontes de hidrogênio agem como tiras de borracha que absorvem uma parte da energia do calor aplicado, deixando menos energia disponível para aumentar o movimento. Assim, comparada com outros líquidos, a água requer uma adição de calor relativamente grande para aumentar sua temperatura. Isso é importante para as plantas, porque ajuda a estabilizar as flutuações de temperatura. O calor latente de vaporização é a energia necessária para separar as moléculas da fase líquida e movê-las para Capítulo 3 e Águae Células Vegetais 85 a fase gasosa, um processo que ocorre durante a transpiração. O calor latente de vaporização diminui à medida que

a temperatura aumenta, atingindo seu mínimo no ponto de ebulição (100ºC). Para água a 25ºC, o calor de vaporização é de 44k] mol”! —o valor mais alto conhecido para líquidos. A maior parte dessa energia é utilizada para clivar as pontes de hidrogênio entre as moléculas de água. O calor latente não altera a temperatura das moléculas de água que evaporaram, mas ele resfria a superfície da qual a água evaporou. Assim, o alto calor latente de vaporização da água serve para moderar a temperatura das folhas transpirantes, a qual, de outra maneira, aumentaria devido ao aporte de energia radiante proveniente do sol. As moléculas de água são altamente coesivas As moléculas de água na interface ar-água são atraídas pelas moléculas de água vizinhas por pontes de hidrogênio, e essa interação é muito mais forte do que qualquer interação com a fase gasosa adjacente. Como consequência, a configuração de menor energia (i.e. a mais estável) é aquela que minimiza a área de superfície da interface ar-água. Para aumentar a área de superfície dessa interface, pontes de hidrogênio precisam ser rompidas, o que requer um acréscimo de energia. A energia necessária para aumentar a área de superfície de uma interface gás-líquido é conhecida como tensão superficial. A tensão superficial pode ser expressa em unidades de energia por área (] m?), mas geralmente é expressa nas unidades equivalentes, porém menos intuitivas, de força por comprimento (J m? = Nm).Um joule ()) é a unidade de energia do SI, com unidades de força x distância (N m); um newton (N) é a unidade de força do SI, com unidades de massa x aceleração (kg m s?. Se a interface ar-água é curvada, a tensão superficial produz uma força líquida perpendicular à superfície (Figura 3.4). Conforme será visto mais adiante, a tensão superficial e a adesão (definida a seguir) nas superfícies de evaporação nas folhas geram as forças físicas que puxam a água ao longo do sistema vascular das plantas. A grande formação de pontes de hidrogênio na água também dá origem à propriedade conhecida como coesão, a atração mútua entre moléculas. Uma propriedade relacionada, denominada adesão, é a atração da água a uma fase sólida, como uma parede celular ou a superfície de um vidro — mais uma vez, devido, fundamentalmente, à formação de pontes de hidrogênio. O grau de atração da água à fase sólida em comparação com o grau de atração a si mesma pode ser quantificado pela medição do ângulo de contato (Figura 3.5A). O ângulo de contato descreve a forma da interface ar-água e, portanto, o efeito que a tensão superficial tem

sobre a pressão no líquido. Coesão, adesão e tensão superficial originam um fenômeno conhecido como capilaridade (Figura 3.5B). Considere um tubo capilar de vidro com paredes molháveis, orientado verticalmente (ângulo de contato < 909). Em equilíbrio, o nível da água no capilar será maior do que

86 Unidadel EA E Ss RR Rorçal4 y resultante Tensão superficial de diversos líquidos a 20 ºC (N/m) H,0 Gelatina 1% 0,0083 Etanol 0,0228 Fenol 0,0409 Água 0,0728 Figura 3.4 Uma bolha de gás suspensa dentro de um líquido assume a forma esférica, de modo que sua área de superfície é minimizada. Devido ao fato de a tensão superficial atuar tangencialmente em relação à interface gás-líquido, a força (líquida) resultante será direcionada para o centro, levando à compressão da bolha. A magnitude da pressão (força/área) exercida pela interface é igual a 2T/r, em que T é a tensão superficial do líquido (N/m) er é o raio da bolha (m). A água tem uma tensão superficial extremamente alta comparada a outros líquidos à mesma temperatura. (A) (B) FD Força de tensão superficial 1 0= 140º VV" N e Transporte e Translocação de Água e Solutos aquele do suprimento de água em sua base. A água é puxada para dentro do capilar devido (1) à atração da água para a superfície polar do tubo de vidro (adesão) e (2) à tensão superficial da água. Juntas, adesão e tensão superficial puxam as moléculas de água, fazendo-as subirem pelo tubo até que a força de ascensão seja equilibrada pelo peso da coluna de água. Quanto mais estreito o tubo, mais alto o nível da água em equilíbrio. Para cálculos relacionados à capilaridade, ver Tópico 3.1 na internet. A água tem uma grande resistência à tensão As pontes de hidrogênio proporcionam à água uma grande resistência à tensão, definida como a força máxima por unidade de área que uma coluna de água pode suportar antes de se romper. Geralmente, não se pensa em líquidos como tendo resistência à tensão; entretanto tal propriedade é evidente na elevação de uma coluna de água em um tubo capilar. Pode-se demonstrar a resistência à tensão da água colocando-a em uma seringa de vidro limpa (Figura 3.6). Quando o êmbolo é empurrado, a água é comprimida, e desenvolve-se uma pressão hidrostática positiva. A pressão é medida em unidades denominadas pascais (Pa) ou, mais convenientemente, megapascais (MPa). Um MPa equivale a cerca de 9,9 atmosferas. A pressão equivale à força por unidade de área (1 Pa= 1 N m?eà energia por unidade de volume (1Pa=1]m). A Tabela 3.1 compara unidades de pressão. Se, em vez de empurrado, o êmbolo for puxado, desenvolve-se uma tensão, ou pressão hidrostática negativa, porque as moléculas de água resistem a serem separadas. Pressões negativas desenvolvem-se apenas quando as moléculas são capazes de tracionar umas às

outras. As fortes pontes de hidrogênio entre as moléculas de água permitem que as tensões sejam transmitidas através da água, mesmo Figura 3.5 (A) A forma de uma gotícula colocada sobre uma superfície sólida reflete a atração relativa do líquido em relação ao sólido e em relação a si mesmo. O ângulo de contato (0), definido como o ângulo entre a superfície sólida passando pelo líquido e a interface gás-líquido, é usado para descrever essa interação. Superfícies “molháveis” têm ângulos de contato menores que 90º; uma superfície (como água em vidro limpo ou em paredes celulares primárias) altamente molhável (i.e., hidrofílica) tem um ângulo de contato próximo a 0º. A água expande-se, formando uma fina película em superfícies altamente molháveis. Em contraste, superfícies não molháveis (i.e., hidrofóbicas) têm ângulos de contato maiores que 90º. A água forma gotas nessas superfícies. (B) A capilaridade pode ser observada quando um líquido é fornecido à base de tubos capilares orientados verticalmente. Se as paredes são altamente molháveis (p. ex., água sobre um vidro limpo), a força resultante será para cima. A coluna de água subirá até que a força ascendente seja equilibrada pelo peso da coluna de água. Por outro lado, se o líquido não “molhar” as paredes (p. ex., Hg em vidro limpo tem um ângulo de contato de cerca de 140º), o menisco se curvará para baixo, e a força resultante da tensão superficial abaixa o nível do líquido no tubo.

Bolha de ar ÊEmbolo Puxando Empurrando Figura 3.6
Uma seringa lacrada pode ser usada para criar pressões positivas e negativas em fluidos como a água. Empurrar o êmbolo ocasiona no fluido o desenvolvimento de uma pressão hidrostática positiva (setas brancas) que age na mesma direção que a força para dentro, resultante da tensão superficial da interface gás-líquido (setas pretas). Assim, uma pequena bolha de ar aprisionada dentro da seringa irá encolher à medida que a pressão aumenta. Puxar o êmbolo causa no fluido o desenvolvimento de uma tensão, ou pressão negativa. Bolhas de ar na seringa irão se expandir se a força direcionada para fora exercida pelo fluido sobre a bolha (setas brancas) exceder a força para dentro, resultante da tensão superficial da interface gás-líquido (setas pretas). ela sendo um líquido. Por outro lado, os gases não podem desenvolver pressões negativas porque as interações entre suas moléculas estão limitadas às colisões elásticas. Quão forte se deve puxar o êmbolo antes que as moléculas de água se separem umas das outras e a coluna de água se rompa? Estudos meticulosos demonstraram que a água pode resistir a tensões maiores do que 20 MPa. A coluna de água na seringa (ver Figura 3.6), entretanto, não pode suportar grandes tensões devido à presença de bolhas de gás microscópicas. Uma vez que as bolhas de gás podem se expandir, elas interferem na capacidade da água na seringa de resistir à tração exercida pelo êmbolo. A expansão das bolhas de gás devido à tensão no líquido circundante é conhecida como cavitação. Como será visto TABELA 3.1 Comparação de unidades de pressão 1 atmosfera = 14,7 libras por polegada quadrada = 760 mmHg (ao nível do mar, 45º latitude) = 1,013 bar = 0,1013 MPa = 1,013 x 10º Pa Um pneu de carro geralmente é inflado a cerca de 0,2 MPa. A pressão da água em encanamentos domésticos em geral é de 0,2-0,3 MPa. A pressão da água a 10 m (30 pés) de profundidade é de aproximadamente 0,1 MPa. Capítulo 3 « Água e Células Vegetais 87 no Capítulo 4, a cavitação pode ter um efeito devastador sobre o transporte de água ao longo do xilema. Difusão e osmose Os processos celulares dependem do transporte de moléculas tanto para dentro da célula como para fora dela. A difusão é o movimento espontâneo de substâncias de regiões de concentração mais alta para regiões de concentração mais baixa. Na escala celular, a difusão é o modo de transporte dominante. A difusão de água por meio de uma barreira

seletivamente permeável é referida como osmose. Nesta seção, é examinado como o processo de difusão e osmose conduz ao movimento líquido tanto de água como de solutos. Difusão é o movimento líquido de moléculas por agitação térmica aleatória As moléculas em uma solução não são estáticas; elas estão em contínuo movimento, colidindo umas com as outras e trocando energia cinética. A trajetória de uma molécula após uma colisão é considerada uma variável aleatória. Contudo, esses movimentos aleatórios podem resultar em um movimento líquido de moléculas. Considere um plano imaginário dividindo uma solução em dois volumes iguais, A e B. Como todas as moléculas estão sob movimento aleatório, em cada intervalo de tempo há determinada probabilidade de que qualquer molécula de determinado soluto atravesse esse plano imaginário. O número esperado de travessia de A para B em qualquer intervalo determinado de tempo será proporcional ao número no início do intervalo de tempo no lado A, e o número de travessia de B para A será proporcional ao número começando no lado B. Se a concentração inicial no lado A for maior do que no lado B, será esperado que mais moléculas de soluto atravessem de A para B do que de B para A, e será observado um movimento líquido de solutos de A para B. Assim, a difusão resulta em um movimento líquido de moléculas de regiões de alta concentração para regiões de baixa concentração, mesmo que cada molécula esteja se movendo em uma direção aleatória. O movimento independente de cada molécula explica por que o sistema irá evoluir em direção a um número igual de moléculas em cada lado — A e B (Figura 3.7). Essa tendência de um sistema a evoluir em direção a uma distribuição uniforme de moléculas pode ser entendida como uma consequência da segunda lei da termodinâmica, que afirma que processos espontâneos evoluem na direção do aumento da entropia, ou desordem. Aumentar a entropia é sinônimo de reduzir a energia livre. Assim, a difusão representa a tendência natural dos sistemas a se deslocarem em direção ao mais baixo estado de energia possível. Adolf Fick foi quem primeiro percebeu, na década de 1850, que a taxa de difusão é diretamente proporcional ao gradiente de concentração (Ac,/Ax) — ou seja, à diferença na

88 Unidade! o Inicial Intermediário Perfis de concentração Concentração Posição no recipiente Figura 3.7 O movimento térmico de moléculas leva à difusão — a mistura gradual de moléculas e consequente dissipação de diferenças de concentração. Inicialmente, dois materiais contendo moléculas diferentes são postos em contato. Esses materiais podem ser sólidos, líquidos ou gasosos. A difusão mais rápida ocorre em gases, sendo mais lenta em líquidos e mais lenta ainda em sólidos. A separação inicial das moléculas é visualizada graficamente nos painéis superiores, e os perfis de concentração correspondentes são mostrados nos inferiores, em função da posição. A cor roxa indica uma sobreposição nos perfis de concentração dos solutos vermelho e azul. Com o tempo, a mistura e a aleatorização das moléculas diminuem o movimento líquido. Na situação de equilíbrio, os dois tipos de moléculas estão aleatoriamente (uniformemente) distribuídos. Observe que em todos os pontos e tempos a concentração total de solutos (i.e. ambos os solutos, vermelho e azul) permanece constante. concentração da substância s (Ac,) entre dois pontos separados por uma distância bem pequena Ax. Em símbolos, representamos essa relação como a primeira lei de Fick: mn AG, * Ax J = (3.1) A taxa de transporte, expressa como densidade de fluxo (J,), é a quantidade da substância s que atravessa uma unidade de área de uma secção transversal por unidade de tempo (p. ex., J, pode ter unidades de moles por metro quadrado por segundo [molm?s")). O coeficiente de difusão (D,) é uma constante de proporcionalidade que mede quão facilmente a substância s se move por determinado meio. O coeficiente de difusão é uma característica da substância (moléculas maiores têm menores coeficientes de difusão) e depende tanto do meio (p. ex, a difusão no ar em geral é 10 mil vezes mais rápida que a difusão em um líquido) como da temperatura (as substâncias difundem-se mais rapidamente em temperaturas mais altas). O sinal negativo na equação indica que o fluxo ocorre a favor do gradiente de concentração. A primeira lei de Fick diz que uma substância terá difusão mais rápida quando o gradiente de concentração se tornar mais acentuado (Ac, é grande) ou quando o coeficiente de difusão for aumentado. Observe que essa equação contabiliza apenas o movimento em resposta a um gradiente de concentração, e não movimentos em resposta Transporte e Translocação de Água e

Solutos a! Equilíbrio a outras forças (p. ex., pressão, campos elétricos e assim por diante). A difusão é mais eficaz para curtas distâncias Considere uma massa de moléculas de soluto inicialmente concentradas em torno de uma posição x = O (Figura 3.8A). Como as moléculas estão sob movimento aleatório, a frente de concentração move-se para longe da posição inicial, conforme mostrado para um momento posterior na Figura 3.8B. Comparando a distribuição dos solutos nos dois momentos, observa-se que, à medida que a substância se difunde para longe do ponto de origem, o gradiente de concentração torna-se menor (Ac, diminui); ou seja, o número de moléculas de soluto que "recuam" (i.e, em direção a x = 0) em relação àquelas que "avançam" (afastam-se de x = 0) aumenta e, com isso, o movimento líquido torna-se mais lento. Observe que a posição média das moléculas do soluto permanece em x = O durante todo o tempo, mas que a distribuição lentamente se achata. Como consequência direta do fato de que cada molécula está submetida a sua própria trajetória casual e, portanto, tem igual probabilidade de avançar em direção a algum ponto de interesse ou em uma direção distante deste, o tempo médio necessário para uma partícula difundir-se por uma distância L cresce segundo L?/D,. Em outras palavras, o tempo médio requerido para uma substância se difundir a certa distância aumenta com o quadrado daquela distância. O coeficiente de difusão para a glicose em água é de cerca de 10 m? s 1. Assim, o tempo médio necessário para uma molécula de glicose se difundir através de uma célula com diâmetro de 50 um é de 2,5 s. Entretanto, o tempo médio requerido pela mesma molécula de glicose para se difundir por uma distância de 1 m na água é de cerca de 32 anos. Esses valores mostram que a difusão em soluções pode ser eficaz dentro de dimensões celulares, mas é demasiado lenta para ter eficácia por longas distâncias. Para cálculos adicionais de tempos de difusão, ver Tópico 3.2 na internet. A osmose descreve o movimento líquido da água através de uma barreira seletivamente permeável As membranas das células vegetais são seletivamente permeáveis, ou seja, elas permitem que a água e outras substâncias pequenas, sem carga, movam-se através delas mais rapidamente que solutos maiores e substâncias com carga. Se a concentração de solutos é maior dentro da cé

Figura 3.8 Representação gráfica (A) do gradiente de concentração de um soluto que se difunde de acordo com a primeira lei de Fick. As moléculas de soluto foram inicialmente colocadas no plano indicado no eixo x ("0"). (A) Distribuição das moléculas de soluto logo após o posicionamento no plano de origem. Observe que a concentração cai abruptamente à medida que a distância da origem, x, aumenta. (B) Distribuição do soluto em um momento posterior. A distância média das moléculas em difusão em relação à origem aumentou, e a inclinação do gradiente tornou-se bem menos acentuada. (De Nobel, 1999.) Concentração Capítulo 3 e Água e Células Vegetais 89 (B) Tempo PP CSS Sel «——— Distância Ax ———— lula do que na solução que a envolve, a água irá se difundir para o interior da célula, porém os solutos são incapazes de se difundir para fora dela. O movimento resultante da água através de uma barreira seletivamente permeável é denominado osmose. Foi visto anteriormente que a tendência de todo o sistema em direção à entropia crescente resulta na dispersão de solutos ao longo do volume completo disponível. Na osmose, o volume disponível ao movimento do soluto é restringido pela membrana, e, portanto, a maximização da entropia é realizada pelo volume do solvente difundindo-se através da membrana para diluir os solutos. De fato, na ausência de qualquer força que contrabalance, toda a água disponível irá fluir para o lado da membrana contendo o soluto. Imagine o que acontece quando se coloca uma célula viva em um béquer com água pura. A presença de uma membrana seletivamente permeável significa que o movimento resultante da água irá continuar até que uma entre duas coisas aconteça: (1) a célula irá expandir-se até que a membrana seletivamente permeável se rompa, permitindo que os solutos se difundam livremente, ou (2) a expansão do volume da célula será restringida mecanicamente pela presença de uma parede celular, de modo que a força que governa a entrada da água na célula será contrabalançada pela pressão exercida pela parede celular. O primeiro cenário descreve o que aconteceria a uma célula animal, à qual falta a parede celular. O segundo cenário é relevante para as células vegetais. A parede celular é muito resistente. A resistência das paredes celulares à deformação origina uma força para dentro que aumenta a pressão hidrostática no interior da célula. A palavra osmose deriva da palavra grega para “empurrar”; ela é uma expressão da pressão

positiva gerada quando os solutos são confinados. Em seguida, será visto como a osmose regula o movimento de água para dentro e para fora das células vegetais. Primeiramente, no entanto, será discutido o conceito de uma força propulsora composta ou total, que representa o gradiente de energia livre da água. «—— Distância Ax———————— Potencial hídrico Todos os seres vivos, incluindo as plantas, requerem uma adição contínua de energia livre para manterem e repararem suas estruturas altamente organizadas, assim como para crescerem e se reproduzirem. Processos como reações bioquímicas, acúmulo de solutos e transporte por longa distância são movidos por um aporte de energia livre na planta. (Para uma discussão detalhada do conceito termodinâmico de energia livre, ver Apêndice 1 na internet.) Nesta seção, examina-se como a concentração, a pressão e a gravidade influenciam a energia livre. O potencial químico da água representa o status de sua energia livre Potencial químico é uma expressão quantitativa da energia livre associada a uma substância. Em termodinâmica, energia livre representa o potencial para realizar trabalho, força x distância. A unidade do potencial químico é energia por mol da substância (] mol". Observe que o potencial químico é uma grandeza relativa: representa a diferença entre o potencial de uma substância em determinado estado e o potencial da mesma substância em um estado-padrão. O potencial químico da água representa a energia livre associada à água. A água flui espontaneamente, ou seja, sem adição de energia, de regiões de maior potencial quiímico para outras de menor potencial químico. Historicamente, os fisiologistas vegetais têm usado um parâmetro relacionado, denominado potencial hídrico, definido como o potencial químico da água dividido por seu volume molal parcial (o volume de 1 mol de água): 18 x 10º m? mol". Portanto, o potencial hídrico é uma medida da energia livre da água por unidade de volume (J m?. Essas unidades são equivalentes a unidades de pressão como o pascal, que é a unidade de medida comum para potencial hídrico. O importante conceito de potencial hídrico será considerado mais detalhadamente a seguir.

90 Unidade! + Três fatores principais contribuem para o potencial hídrico celular Os principais fatores que influenciam o potencial hídrico em plantas são concentração, pressão e gravidade. O potencial hídrico é simbolizado por 'Y (a letra grega psi). O potencial hídrico de soluções pode ser dividido em componentes individuais, sendo normalmente escrito pelo seguinte somatório: Pets. (3.2) Os termos E, E e A expressam os efeitos de solutos, pressão e gravidade, respectivamente, sobre a energia livre da água. (Convenções alternativas para expressar os componentes do potencial hídrico são discutidas no Tópico 3.3 na internet.) Níveis energéticos precisam ser definidos em relação a um referencial, análogo a como as curvas de nível em um mapa especificam a distância acima do nível do mar. O estado de referência mais utilizado para definir potencial hídrico é água pura sob temperatura ambiente e pressão atmosférica padrão. A altura de referência em geral é estabelecida ou na base da planta (para estudos de plantas inteiras), ou no nível do tecido sob exame (para estudos de movimento de água em nível celular). A seguir, são considerados os termos do lado direito da Equação 3.2. SOLUTOS O termo &, denominado potencial de soluto ou potencial osmótico, representa o efeito de solutos dissolvidos sobre o potencial hídrico. Os solutos reduzem a energia livre da água por diluição desta. Isso é essencialmente um efeito de entropia, ou seja, a mistura de solutos e água aumenta a desordem ou entropia do sistema e, desse modo, reduz a energia livre. Isso significa que o potencial osmótico é independente da natureza específica do soluto. Para soluções diluídas de substâncias indissociáveis, como a sacarose, o potencial osmótico pode ser estimado aproximadamente por: W = -RTC, (3.3) em que R é a constante dos gases (8,32] mol! K!, Té a temperatura absoluta (em graus Kelvin, ou K) e c, é a concentração de solutos da solução, expressa como osmolaridade (moles de solutos totais dissolvidos por litro de água [mol 1). O sinal negativo indica que os solutos dissolvidos reduzem o potencial hídrico da solução em relação ao estado de referência da água pura. A Equação 3.3 é válida para soluções “ideais”. Soluções reais com frequência se desviam das ideais, em especial em altas concentrações — por exemplo, maiores que 0,1 mol L. A temperatura também afeta o potencial hídrico (ver Tópico 3.4 na internet). Ao se tratar de potencial hídrico, assume-se que se está lidando com soluções

ideais. PRESSÃO O termo ”, denominado potencial de pressão, representa o efeito da pressão hidrostática sobre a energia livre da água. Pressões positivas aumentam o potencial hídrico; pressões negativas reduzem-no. Tanto pressões positivas como negativas ocorrem em plantas. A pressão hidrostática positiva dentro das células refere-se Transporte e Translocação de Água e Solutos à pressão de turgor. Pressões hidrostáticas negativas, que frequentemente se desenvolvem nos condutos do xilema, são referidas como tensão. Conforme será visto, a tensão é importante no movimento de água de longa distância através da planta. A questão referente a se pressões negativas podem ocorrer em células vivas é discutida no Tópico 3.5 na internet. A pressão hidrostática com frequência é medida como o desvio da pressão atmosférica. Lembre que a água em seu estado de referência está à pressão atmosférica, de modo que, de acordo com essa definição, aa = 0 MPa para água no estado-padrão. Assim, o valor de 'P, para água pura em um béquer aberto é de O MPa, embora sua pressão absoluta seja de cerca de 0,1 MPa (1 atmosfera). GRAVIDADE A gravidade faz a água mover-se para baixo, a não ser que uma força igual e oposta se oponha à força da gravidade. O potencial gravitacional (7,) depende da altura (h) da água acima do estado de referência dela, da densidade da água (p,) e da aceleração da gravidade (9). Em símbolos, escreve-se: Po, =pwgh (3.4) em que p,g tem um valor de 0,01 MPa m'!. Assim, elevar a água a uma altura de 10 m se traduz em um aumento de 0,1 MPa no potencial hídrico. O componente gravitacional (7,) costuma ser omitido em considerações do transporte de água ao nível celular, porque diferenças nesse componente entre células vizinhas são desprezíveis se comparadas às diferenças no potencial osmótico e no potencial de pressão. Portanto, nesses casos, a Equação 3.2 pode ser simplificada como segue: P=U+ E, (3.5) Potenciais hídricos podem ser medidos Crescimento celular, fotossíntese e produtividade de culturas vegetais são fortemente influenciados pelo potencial hídrico e seus componentes. Assim, os botânicos têm despendido considerável esforço no desenvolvimento de métodos acurados e confiáveis para a avaliação do status hídrico das plantas. As principais abordagens para determinar o Y usam os psicrômetros (os quais são de dois tipos) ou a câmara de pressão. Os psicrômetros tiram proveito do grande calor latente de vaporização da água, o que permite acuradas medições de (1) pressão de vapor da água em

equilíbrio com a amostra ou (2) transferência de vapor de água entre a amostra e uma amostra de 'Y, conhecido. A câmara de pressão mede o ” pela aplicação da pressão externa de um gás em uma folha excisada até que água seja forçada a sair das células vivas. Em algumas células, é possível medir 'P, diretamente inserindo-se um microcapilar preenchido de líquido, que é ligado a um sensor de pressão, dentro da célula. Em outros casos, e é estimado pela diferença entre Ye Y,. Concentrações de solutos (7) podem ser determinadas utilizan

do-se uma variedade de métodos, incluindo psicrômetros e instrumentos que medem a redução do ponto de congelamento. Uma explicação detalhada dos instrumentos que têm sido usados para medir 'P, 'P, e '?, pode ser encontrada no Tópico 3.6 na internet. Nas discussões sobre água em solos secos e tecidos vegetais com conteúdos hídricos muito baixos, como sementes, com frequência se encontra referência ao potencial mátrico, !?,. Sob essas condições, a água ocorre como uma película muito delgada, talvez com uma ou duas moléculas de espessura, ligada a superfícies sólidas por interações eletrostáticas. Essas interações não são facilmente separadas em seus efeitos sobre P, e !",, sendo às vezes combinadas em um único termo, ".. O potencial mátrico é discutido no Tópico 3.7 na internet. Potencial hídrico das células vegetais As células vegetais em geral têm potenciais hídricos de 0 MPa ou menos. Um valor negativo indica que a energia livre da água dentro da célula é menor do que a da água pura à temperatura ambiente, pressão atmosférica e mesma altura. À medida que o potencial hídrico da solução circundante da célula muda, a água entra na célula ou a deixa por osmose. Nesta seção, ilustra-se o comportamento osmótico da água em células vegetais com alguns exemplos numéricos. A água entra na célula ao longo de um gradiente de potencial hídrico Primeiro, imagine um béquer aberto, cheio de água pura a 20ºC (Figura 3.9A). Uma vez que a água está em contato com a atmosfera, o potencial de pressão da água é igual à pressão atmosférica (1, = 0 MPa). Não há solutos na água, de modo que '?, = O MPa. Finalmente, uma vez que o foco aqui são os processos de transporte que ocorrem dentro do béquer, a altura de referência é definida como igual ao nível do béquer e, portanto, '?, = 0 MPa. Logo, o potencial hídrico é O MPa (P = E + 7). Agora, imagine dissolver sacarose na água até uma concentração de 0,1 M (Figura 3.9B). Essa adição diminui o potencial osmótico (17) para —(0,244 MPa e reduz o potencial hídrico (17) para —0,244 MPa. A seguir, considere uma célula vegetal flácida (i.e., uma célula sem pressão de turgor) com uma concentração interna total de solutos de 0,3 M (Figura 3.90). Essa concentração de soluto gera um potencial osmótico (P,) de —0,732 MPa. Uma vez que a célula está flácida, a pressão interna é igual à pressão atmosférica, de modo que o potencial de pressão (P,) é O MPa e o potencial hídrico da célula é -0,732 MPa. O que acontece se essa célula for colocada em

um béquer contendo 0,1 M de sacarose (ver Figura 3.9C)? Por ser o potencial hídrico da solução de sacarose (W = —(0,244 MPa; ver Figura 3.9B) maior (menos negativo) do que o potencial hídrico da célula (W = —0,732 MPa), a água vai Capítulo 3 «e Água e Células Vegetais 91 (A) Água pura || dous pura Pp =0 MPa Y =0 MPa Vo= +% =0 MPa (B) Solução contendo 0,1 M de sacarose Solução de 0,1 M de sacarose Vo =0 MPa W =-0,244 MPa P =W+% =0-0,244 MPa =-0,244 MPa (C) Célula flácida colocada na solução de sacarose Célula flácida Po = 0 MPa W =-0,732 MPa W =-0,732 MPa Célula após equilíbrio W =-0,244 MPa Yo, =-0,636 MPa Po =V- PF =0,392 MPa Figura 3.9 Gradientes de potencial hídrico podem causar a entrada de água em uma célula. (A) Água pura. (B) Uma solução contendo 0,1 M de sacarose. (C) Uma célula flácida (em ar) é mergulhada em uma solução de 0,1 M de sacarose. Uma vez que o potencial hídrico inicial da célula é menor do que o potencial hídrico da solução, a célula absorve água. Após o equilíbrio, o potencial hídrico da célula iguala-se ao potencial hídrico da solução, e o resultado é uma célula com uma pressão de turgor positiva. mover-se da solução de sacarose para a célula (de um potencial hídrico alto para um baixo). À medida que a água entra na célula, a membrana plasmática começa a pressionar a parede celular. A parede estende-se um pouco, mas também resiste à deformação, empurrando a célula de volta. Isso aumenta o potencial de pressão (?.) celular. Consequentemente, o potencial hídrico da célula (1) aumenta, e a diferença entre os potenciais hídricos interno e externo (A!) é reduzida. Por fim, o !?, da célula aumenta o suficiente para elevar o Y da célula ao mesmo valor do Y da solução de sacarose. Nesse ponto, o equilíbrio é atingido (AY = O MPa), e o transporte líquido de água cessa.

92 Unidade! e Em equilíbrio, o potencial hídrico é igual nos dois locais: Pauta = Potução- Como o volume do béquer é muito maior que o da célula, a minúscula quantidade de água absorvida pela célula não afeta significativamente a concentração de soluto da solução de sacarose. Por isso, E, P, e Y da solução de sacarose não são alterados. Portanto, em equilíbrio, Peuta = Polução) =—0,244 MPa. O cálculo do '", e do 'Y, celular requer o conhecimento da variação no volume celular. Neste exemplo, admite-se que se sabe que o volume celular aumentou em 15%, de tal modo que o volume da célula túrgida é 1,15 vez aquele da célula flácida. Admitindo-se que o número de solutos no interior da célula permanece constante à medida que ela se hidrata, a concentração final de solutos será diluída em 15%. O novo !", pode ser calculado dividindo-se o YP inicial pelo aumento relativo no tamanho da célula hidratada: =-—(0,732/1,15 = -0,636 MPa. Pode-se, então, calcular o potencial de pressão da célula rearranjando a Equação 3.5 conforme segue: P=7-P= (0,244) — (-0,636) = 0,392 MPa (ver Figura 3.90). A água também pode sair da célula em resposta a um gradiente de potencial hídrico A água também pode sair da célula por osmose. Se agora a célula vegetal da solução de 0,1 M de sacarose for removida e colocada em uma solução de 0,3 M de sacarose (Figura 3.104), 0 Pcoiução, (-0,732 MPa) será mais negativo que 0 Pauta (-0,244 MPa), e a água vai se mover da célula túrgida para a solução. (A) Concentração de sacarose aumentada Parede celular Célula túrgida W =-0,244 MPa To Svcioto Y =-0,636 MPa (R/T Citosol Yo = 0,392 MPa =>. údeo Solução de 0,3 M de sacarose Vo =0 MPa W =-0,732 MPa W =-0,732 MPa Célula após equilíbrio Y =-0,732 MPa =-0,732 MPa Po = V- Po =0 MPa (B) Pressão aplicada à célula A pressão aplicada comprime metade da água, duplicando, assim, Wo de -0,636 para —1,272 MPa Célula no estado inicial W =-0,244 MPa Y =-0,636 MPa Vo =V- Wo =0,392 MPa Transporte e Translocação de Água e Solutos Membrana plasmática À medida que a água sai da célula, o volume celular decresce. À medida que o volume celular diminui, e ey celulares diminuem até que Penta = Pleolução) =—0,732 MPa. Como antes, assume-se que o número de solutos dentro da célula permanece constante à medida que a água flui para fora dela. Sabendo-se que o volume diminui em 15%, a concentração de solutos aumentará em 15%. Desse modo, pode-se calcular o novo Y,

multiplicando-se o 'Y, inicial pela quantidade relativa em que o volume celular foi reduzido: E, = —0,636 x 1,15 = —0,732 MPa. Isso permite que se calcule que o '?, = O MPa usando a Equação 3.5. Se, em vez de ser colocada na solução de 0,3 M de sacarose, a célula túrgida for deixada na solução de 0,1 M e lentamente comprimida entre duas placas (Figura 3.10B), (o) e celular será efetivamente aumentado, elevando, assim, o Y celular e criando um A de modo que a água agora flui para fora da célula. Isso é análogo ao processo industrial de osmose reversa, no qual uma pressão aplicada externamente é usada para separar a água de solutos dissolvidos, forçando sua passagem por uma barreira semipermeável. Se a compressão continuar até que metade da água da célula seja removida e depois se mantiver a célula nessa condição, ela atingirá um novo equilíbrio. Como no exemplo anterior, em equilíbrio, A" = O MPa, e a quantidade de água adicionada à solução externa é tão pequena que pode ser ignorada. A célula retornará, então, ao valor de '" que tinha antes do procedimento de compressão. No entanto, os componentes do '" celular serão bem diferentes. Figura 3.10 Gradientes de potencial hídrico podem causar a saída de água de uma célula. (A) O aumento da concentração de sacarose na solução faz a célula perder água. A concentração de sacarose aumentada baixa o potencial hídrico da solução, retira água da célula, reduzindo, portanto, a pressão de turgor celular. No caso, o protoplasto afasta-se da parede celular (i.e., a célula plasmolisa), pois moléculas de sacarose são capazes de passar pelos poros relativamente grandes das paredes celulares. Quando isso ocorre, a diferença de potencial hídrico entre o citoplasma e a solução ocorre inteiramente ao longo da membrana plasmática, e, assim, o protoplasto contrai-se independentemente da parede celular. Por outro lado, quando uma célula desidrata no ar (p. ex., como a célula flácida na Figura 3.9€), a plasmólise não ocorre. Assim, a célula (citoplasma + parede) contrai-se como um todo, resultando na deformação mecânica da parede à medida que a célula perde volume. (B) Outra maneira de fazer a célula perder água é comprimi-la lentamente entre duas placas. Nesse caso, metade da água celular é removida, de modo que o potencial osmótico aumenta por um fator de 2. O... de 0,1 M de sacarose Célula no estado final W =-0,244 MPa E =-1,272 MPa Vo = V- W= 1,028 MPa

Uma vez que metade da água celular foi retirada da célula enquanto os solutos permaneceram dentro dela (a membrana plasmática é seletivamente permeável), a concentração da solução celular é duplicada e, assim, o Y, é menor (-0,636 MPa x 2 = — 1,272 MPa). Conhecendo-se os valores finais de Ye ', pode-se calcular o potencial de pressão, usando a Equação 3.5, uma vez que P, = VP — !P = (-0,244 MPa) — (-1,272 MPa) = 1,028 MPa. No exemplo, é usada uma força externa para se alterar o volume celular sem uma mudança no potencial hídrico. Na natureza, em geral é o potencial hídrico do ambiente celular que se altera, e a célula ganha ou perde água, até que seu Y se iguale ao do meio circundante. Um ponto comum em todos esses exemplos merece ênfase: o fluxo de água através de membranas é um processo passivo; ou seja, a água move-se em resposta a forças físicas, em direção a regiões de baixo potencial hídrico ou de baixa energia livre. Não há “bombas” metabólicas conhecidas (i.e., reações governadas por hidrólise de ATP) que possam ser usadas para direcionar a água através de uma membrana semipermeável contra seu gradiente de energia livre. A única situação em que se pode dizer que a água se move através de uma membrana semipermeável contra seu gradiente de potencial hídrico é quando ela está acoplada ao movimento de solutos. O transporte de açúcares, de aminoácidos ou de outras moléculas pequenas por intermédio de diversas proteínas de membrana pode “arrastar” até 260 moléculas de água pela membrana por molécula de soluto transportado. Esse transporte de água pode ocorrer mesmo quando o movimento é contra o gradiente habitual de potencial hídrico (i.e. em direção a um potencial hídrico maior), pois a perda de energia livre pelo soluto mais do que compensa o ganho de energia livre pela água. A mudança líquida na energia livre permanece negativa. A quantidade de água transportada desse modo em geral é muito pequena se comparada com o movimento passivo de água a favor do gradiente de potencial hídrico. O potencial hídrico e seus componentes variam com as condições de crescimento e sua localização dentro da planta Em folhas de plantas bem hidratadas, '” varia de —0,2 a cerca de —1,0 MPa em plantas herbáceas e a -2,5 MPa em árvores e arbustos. Folhas de plantas em climas áridos podem ter 'Y/ muito menores, caindo abaixo de —10 MPa sob as condições mais extremas. Assim como os valores de !” dependem das condições de

crescimento e do tipo de planta, também os valores de Y, podem variar consideravelmente. Dentro das células de hortaliças bem hidratadas (exemplos incluem alface, plântulas de pepino e folhas de feijoeiro), o !P, pode ser de até —0,5 MPa (baixa concentração de solutos na célula), embora valores de —0,8 a -1,2 MPa sejam mais típicos. Em plantas lenhosas, o 'Y, tende a ser mais baixo (concentrações mais altas de solutos na célula), permitindo o Y mais Capítulo 3 « Água e Células Vegetais 93 negativo ao meio-dia, típico dessas plantas, o qual ocorre sem uma perda na pressão de turgor. Embora o '?, dentro das células possa ser bastante negativo, a solução no apoplasto envolvendo as células — isto é, nas paredes celulares e no xilema — costuma ser bastante diluída. O 'Y, do apoplasto em geral é de —0,1 a O MPa, embora, em certos tecidos (p. ex. frutos em desenvolvimento) e hábitats (p. ex. ambientes altamente salinos), a concentração de solutos no apoplasto possa ser grande. Valores de !", dentro de células de plantas bem hidratadas podem variar desde 0,1 até 3 MPa, dependendo do valor de !P, no interior da célula. Uma planta murcha quando a pressão de turgor dentro das células desses tecidos cai em direção a zero. À medida que mais água é perdida pela célula, suas paredes tornam-se mecanicamente deformadas e, como consequência, ela pode ser danificada. O Tópico 3.8 na internet compara a situação na qual uma célula é desidratada osmoticamente, devido à presença de solutos no apoplasto que podem se difundir livremente através da parede celular, âquela na qual a água é removida da célula devido a potenciais hídricos mais baixos (mais negativos) no apoplasto. Propriedades da parede celular e da membrana plasmática Os elementos estruturais fazem importantes contribuições para as relações hídricas das células vegetais. A elasticidade da parede celular define a relação entre a pressão de turgor e o volume celular, enquanto a permeabilidade à água da membrana plasmática e do tonoplasto influencia a taxa na qual as células trocam água com suas adjacências. Nesta seção, é examinado como a parede celular e as propriedades da membrana influenciam o status hídrico das células vegetais. Pequenas mudanças no volume da célula vegetal causam grandes mudanças na pressão de turgor As paredes celulares proporcionam às células vegetais um grau substancial de homeostase de volume em relação às grandes mudanças no potencial hídrico que elas sofrem todos os dias como consequência das perdas de água por transpiração associadas à fotossíntese (ver

Capítulo 4). Por terem paredes bem rígidas, uma mudança no celular vegetalem geral é acompanhada por uma grande variação em E, com relativamente pouca modificação no volume da célula (protoplasto), visto que '", é maior do que 0. Tal fenômeno é ilustrado pela curva pressão-volume mostrada na Figura 3.11. À medida que 'Y" decresce de 0 para cerca de -1,2 MPa, o conteúdo de água percentual ou relativo é reduzido em somente um pouco mais do que 5%. A maior parte desse decréscimo ocorre devido a uma redução em a (de cerca de 1,0 MPa); 'P, diminui menos do que 0,2 MPa como resultado do aumento da concentração de solutos celulares. As medições de potencial hídrico celular e de volume celular podem ser usadas para quantificar como as pro

94 Unidade! + e] H Transporte e Translocação de Água e Solutos p Figura 3.11 Relação entre potencial hídrico ('7), potencial de soluto (7) e A conteúdo relativo de água (AV/V) em folhas de algodoeiro (Gossypium hirsuI e (e) 1 Vou Y (MPa) ds N T -1,6 2,4 I | I] 60 70 80 90 100 Conteúdo relativo de água (%) priedades da parede celular influenciam o status hídrico de células vegetais. Na maioria das células, a pressão de turgor aproxima-se de zero à medida que o volume celular decresce em 10 a 15%. Entretanto, para células com paredes muito rígidas, a mudança de volume associada à perda de turgor pode ser muito menor. Em células com paredes extremamente elásticas, como as de armazenagem de água nos caules de muitas cactáceas, essa mudança de volume pode ser substancialmente maior. O módulo volumétrico de elasticidade, simbolizado por e (a letra grega épsilon), pode ser determinado examinando-se a relação entre o 'P, e o volume celular: c é a variação em Figura 3.12 Corte transversal de um caule de cactos, mostrando uma camada fotossintética externa e um tecido não fotossintético interno, que tem um papel na armazenagem de água. Durante a seca, a água é perdida preferencialmente das células não fotossintéticas; assim, o status hídrico do tecido fotossintético é mantido. tum). Observe que o potencial hídrico (W) decresce pronunciadamente com a redução inicial no conteúdo relativo de água. Em comparação, o potencial osmótico (17) muda pouco. À medida que o volume celular decresce abaixo de 90% neste exemplo, a situação se inverte: a maior parte da alteração no potencial hídrico é devida a uma queda no '", celular, acompanhada por relativamente pouca alteração na pressão de turgor. (De Hsiao e Xu, 2000.) PY, para determinada variação no volume relativo (c = A'P,/ Alvolume relativo]). Células com um grande e têm paredes rígidas e, portanto, exibem variação maiores na pressão de turgor para uma mesma variação no volume celular que uma célula com um « menor e paredes mais elásticas. As propriedades mecânicas das paredes celulares variam entre espécies e tipos de células, resultando em diferenças significativas na extensão na qual os déficits hídricos afetam o volume celular. Uma comparação das relações hídricas celulares no interior de caules de cactos ilustra o importante papel das propriedades da parede. Os cactos são plantas com caules suculentos, em geral encontradas em regiões áridas. Seus caules consistem em uma camada externa fotossintética* que

circunda tecidos não fotossintéticos, os quais servem como reservatórios de água (Figura 3.12). Durante a seca, a água é preferencialmente perdida dessas células mais internas, apesar de o potencial hídrico dos dois tipos de células permanecer em equilíbrio (ou “muito próximo do equilíbrio”). Como isso acontece? Estudos detalhados de Opuntia ficus-indica demonstram que as células de armazenagem de água são maiores e têm paredes mais finas do que as células fotossintéticas e, desse modo, são mais flexíveis (têm menor &). Para determinado decréscimo em potencial hídrico, uma célula de armazenagem de água perderá uma fração maior de seu conteúdo de água do que uma célula fotossintética. Além disso, a concentração de solutos das células de armazenagem de água decresce durante a seca, em parte devido à polimerização de açúcares solúveis em grânulos de amido insolúveis. Uma resposta vegetal mais típica à seca é acumular solutos, em parte para impedir a perda de água pelas células. No entanto, no caso de cactos, a combinação de paredes celulares mais flexíveis e um decréscimo na concentração de solutos durante a seca permite que a água seja retirada preferencialmente das células de armazenagem de água, assim ajudando a manter a hidratação dos tecidos fotossintéticos. A taxa na qual as células ganham ou perdem água é influenciada pela condutividade hidráulica da membrana celular Até agora, foi visto que a água se move para dentro e para fora das células em resposta a um gradiente de potencial hídrico. A direção do fluxo é determinada pela direção do *N. de RT. Na verdade, essa “camada fotossintética” é formada por camadas celulares clorofilados, cujo número é variável.

(A) Y =-0,2 MPa =: =0 MPa AP =0,2 MPa ss: (>= Fluxo de água Inicial),= Lp (44) = 108 ms! MPa! x 0,2 MPa =0,2x108ms1 B o (8) Taxa de transporte (),) diminui à medida que !? aumenta = 0,693V 2 (AXLoe -5) Tempo Figura 3.13 A taxa de transporte de água para dentro de uma célula depende da magnitude da diferença de potencial hídrico (A!) e da condutividade hidráulica da membrana plasmática (Lp). (A) Neste exemplo, a magnitude da diferença de potencial hídrico inicial é 0,2 MPaealpé 10ºms! MPa". Esses valores geram uma taxa de transporte inicial (4) de 0,2 x 10 ms. (B) À medida que a água é absorvida pela célula, a diferença de potencial hídrico decresce com o tempo, levando a uma redução na taxa de absorção de água. Esse efeito segue um curso temporal de decaimento exponencial com uma meia-vida (t,») que depende dos seguintes parâmetros celulares: volume (V), área de superfície (4), condutividade (Lp), módulo volumétrico de elasticidade (s) e potencial osmótico celular (7). gradiente de 'P e a taxa de movimento de água é proporcional à magnitude do gradiente propulsor. Entretanto, para uma célula que é exposta a uma alteração no potencial hídrico do entorno (p. ex. ver Figuras 3.9 e 3.10), o movimento de água através da membrana celular diminuirá com o tempo, à medida que os potenciais hídricos interno e externo convirjam (Figura 3.13). A taxa aproxima-se de zero de maneira exponencial. O tempo que a taxa leva para reduzir pela metade — seu tempo de meia-vida, ou t, — é dado pela seguinte equação: dio E em que Ve A são, respectivamente, o volume e a superfície da célula, e Lp é a condutividade hidráulica da membrana plasmática. A condutividade hidráulica descreve o quão prontamente a água pode se mover através de uma membrana; ela é expressa em termos do volume de água por unidade de área de membrana, por unidade de tempo, por unidade de força motora (i.e, m? m? s! MPa"). Para discussão adicional sobre condutividade hidráulica, ver Tópico 3.9 na internet. (3.6) Capítulo 3 e Água e Células Vegetais 95 Um tempo de meia-vida curto significa equilíbrio rápido. Assim, células com uma grande razão de superfície: volume, alta condutividade hidráulica e paredes celulares rígidas (grande &) atingirão rapidamente o equilíbrio com o entorno. Os tempos de meia-vida celulares costumam variar de 1 a 10s, embora alguns sejam muito mais curtos. Devido a seus tempos de meia-vida curtos, células individuais atingem o equilíbrio

de potencial hídrico com seu entorno em menos de 1 min. Para tecidos multicelulares, os tempos de meia-vida podem ser muito mais longos. Aquaporinas facilitam o movimento de água através das membranas plasmáticas Por muitos anos, os fisiologistas vegetais estiveram em dúvida sobre como a água se move através de membranas vegetais. Especificamente, havia dúvida sobre se o movimento de água para dentro das células limitava-se à difusão de moléculas de água através da bicamada lipídica da membrana plasmática ou se ele também envolvia difusão por poros proteicos (Figura 3.14). Alguns estudos indicaram que a difusão diretamente através da bicamada lipídica não era suficiente para explicar as taxas observadas de movimento de água pelas membranas, mas a evidência em favor de poros microscópicos não era convincente. Essa incerteza foi desfeita em 1991 com a descoberta das aquaporinas (ver Figura 3.14). Aquaporinas são proteínas integrais de membrana que formam canais seletivos à água através da membrana. Uma vez que a água se difunde muito mais rápido através desses canais do que através de uma bicamada lipídica, as aquaporinas facilitam o movimento de água para dentro das células vegetais. EXTERIOR DA CÉLULA Moléculas de água Spas o Poro seletivo à água (aquaporina) A PR e dr Eta o 8 CITOPLASMA Figura 3.14 A água pode atravessar membranas vegetais pela difusão de suas moléculas individuais através da bicamada lipídica da membrana, conforme mostrado à esquerda, e pela difusão linear de moléculas de água através de poros seletivos para a água, formados por proteínas integrais de membrana, como as aquaporinas.

96 Unidadel Embora as aquaporinas possam alterar a taxa de movimento da água através da membrana, elas não mudam a direção de transporte ou a força motora para o movimento da água. No entanto, as aquaporinas podem ser reversivelmente “reguladas” (i.e. oscilar entre um estado aberto e um fechado) em resposta a parâmetros fisiológicos, como níveis intracelulares de pH e Ca?*, Como resultado, as plantas têm a capacidade de regular a permeabilidade à água de suas membranas plasmáticas. O status hídrico da planta O conceito de potencial hídrico tem dois usos principais: primeiro, o potencial hídrico governa o transporte através de membranas plasmáticas, conforme foi descrito. Segundo, ele é comumente utilizado como uma medida do status hídrico de uma planta. Nesta seção, é discutido como o conceito de potencial hídrico auxilia a avaliar o status hídrico de uma planta. Os processos fisiológicos são afetados pelo status hídrico da planta Devido à perda de água por transpiração para a atmosfera, as plantas raramente estão completamente hidratados. Durante períodos de seca, elas sofrem déficits hídricos que levam à inibição do crescimento e da fotossíntese. A Figura 3.15 lista algumas das mudanças fisiológicas que ocorrem quando as plantas ficam submetidas a condições cada vez mais secas. A sensibilidade de determinado processo fisiológico a déficits hídricos é, em grande parte, um reflexo da estratégia da planta em lidar com a faixa de variação na disponibilidade de água que ela experimenta em seu ambiente. De acordo com a Figura 3.15, o processo que é mais afetado pelo déficit hídrico é o da expansão celular. Em muitas plantas, reduções no suprimento hídrico inibem o Mudanças fisiológicas devido à desidratação Acumulação de ácido abscísico Acumulação de solutos Fotossíntese Condutância estomática Síntese proteica Síntese de parede Expansão celular e Transporte e Translocação de Água e Solutos crescimento do caule e a expansão foliar, mas estimulam o alongamento das raízes. Um aumento relativo nas raízes em relação às folhas é uma resposta adequada a reduções na disponibilidade de água; assim, a sensibilidade do crescimento da parte aérea a decréscimos na disponibilidade de água pode ser vista como uma adaptação à seca em vez de uma restrição fisiológica. No entanto, o que as plantas não conseguem fazer é alterar a disponibilidade de água no solo. (A Figura 3.15 mostra valores representativos do '” em vários estágios de estresse

hídrico.) Desse modo, a seca impõe algumas limitações absolutas aos processos fisiológicos, embora os valores reais de potenciais hídricos nos quais essas limitações ocorrem variem com as espécies. A acumulação de solutos ajuda a manter a pressão de turgor e o volume das células A capacidade de manter atividade fisiológica à medida que a água se torna menos disponível acarreta alguns custos. A planta pode despender energia para acumular solutos para manter a pressão de turgor, investir no crescimento de órgãos não fotossintéticos, como raízes para aumentar a capacidade de absorção de água, ou formar vasos (xilema) capazes de suportar altas pressões negativas. Portanto, as respostas fisiológicas à disponibilidade de água refletem um conflito (trade-off) entre os benefícios advindos da capacidade de executar processos fisiológicos (p. ex., crescimento) por uma vasta gama de condições ambientais e os custos associados a essa capacidade. Plantas que crescem em ambientes salinos, denominadas halófitas, em geral apresentam valores muito baixos de 7. Um 'Y, baixo reduz o Y celular o suficiente para permi*N. de T. Contudo, as plantas podem, pela redistribuição hidráulica, redistribuir a água ao longo do perfil de solo. Figura 3.15 Sensibilidade de diversos processos fisiológicos a alterações no potencial hídrico sob variadas condições de crescimento. A espessura das setas corresponde à magnitude do processo. Por exemplo, a expansão celular decresce à medida -0 1 o) -3 -4 ao Potencial hídrico (MPa) que o potencial hidro cai (torna-se mais N NA N e negativo). O ácido abscísico é um hormônio Z PI Ed PI Ba b PI Rá que induz o fechamento estomático duranÁgua pura lantas bem Plantas sob | antas em fitdri stilo 6 hidratadas | estresse hídrico climas áridos, te o estresse hídrico (ver Capítulo 24). (De moderado desérticos Hsiao e Acevedo, 1974.)

tir às células da raiz extraírem água da água salina sem, ao mesmo tempo, permitirem que níveis excessivos de sais entrem ao mesmo tempo. As plantas também podem exibir 'P, bastante negativos sob condições de seca. O estresse hídrico, em geral, conduz a uma acumulação de solutos no citoplasma e no vacúolo das células vegetais, permitindo, desse modo, que elas mantenham a pressão de turgor a despeito dos baixos potenciais hídricos. Uma pressão de turgor positiva (7, $>$ 0) é importante por várias razões. Primeiro, o crescimento de células vegetais requer pressão de turgor para estender as paredes celulares. A perda de turgor sob déficits hídricos pode explicar, em parte, por que o crescimento celular é tão sensível Capítulo 3 e Água e Células Vegetais 97 ao estresse hídrico, assim como por que essa sensibilidade pode ser modificada variando-se o potencial osmótico celular (ver Capítulo 24). A segunda razão pela qual um turgor positivo é importante está no fato de que a pressão de turgor aumenta a rigidez mecânica de células e tecidos. Finalmente, embora alguns processos fisiológicos possam ser influenciados diretamente pela pressão de turgor, é provável que muitos mais sejam afetados por variações no volume celular. A existência de moléculas sinalizadoras na membrana plasmática que são ativadas por extensão sugere que as células vegetais podem perceber mudanças em seu status hídrico via mudanças no volume, em vez de responderem diretamente à pressão de turgor. RESUMO A fotossíntese expõe as plantas à perda de água e à ameaça de desidratação. Para impedir a dessecação, a água deve ser absorvida pelas raízes e transportada através do corpo da planta. A água na vida das plantas e As paredes celulares permitem às células vegetais desenvolverem grandes pressões hidrostáticas internas (pressão de turgorn). A pressão de turgor é essencial para muitos processos vegetais. e A água limita a produtividade tanto de ecossistemas agrícolas como de ecossistemas naturais (Figuras 3.1, 3.2). e Cerca de 97% da água absorvida pelas raízes são conduzidos pela planta e perdidos por transpiração a partir das superfícies foliares. * A absorção de CO, é acoplada à perda de água por meio de uma rota difusional em comum. A estrutura e as propriedades da água e A polaridade e a forma tetraédrica das moléculas de água permitem a elas formar pontes de hidrogênio que dão à água suas propriedades físicas incomuns; ela é um excelente solvente e tem um alto calor específico, um

extraordinariamente alto calor latente de vaporização e uma alta resistência à tensão (Figuras 3.3, 3.6). * A coesão, a adesão e a tensão superficial dão origem à capilaridade (Figuras 3.4, 3.5). Difusão e osmose e O movimento térmico aleatório de moléculas resulta em difusão (Figuras 3.7, 3.8). e A difusão é importante por pequenas distâncias. O tempo médio para uma substância difundir-se a uma distância determinada aumenta com o quadrado da distância. e Osmose é o movimento líquido de água através de uma barreira seletivamente permeável. Potencial hídrico e O potencial químico da água mede a energia livre da água em um estado determinado. e Concentração, pressão e gravidade contribuem para o potencial hídrico (WP) nas plantas. e", o potencial de soluto ou potencial osmótico, representa a diluição da água pelos solutos e a redução da energia livre da água. e ?, o potencial de pressão, representa o efeito da pressão hidrostática sobre a energia livre da água. Pressão positiva (pressão de turgor) eleva o potencial hídrico; a pressão negativa (tensão) o reduz. * O potencial gravitacional (1) costuma ser omitido quando se calcula o potencial hídrico. Assim, 7 =P, + E. Potencial hídrico das células vegetais e As células vegetais geralmente têm potenciais hídricos negativos. e A água entra na célula ou sai dela de acordo com o gradiente de potencial hídrico. e Quando uma célula flácida é colocada em uma solução que tem um potencial hídrico maior (menos negativo) do que o potencial hídrico da célula, a água se moverá da solução para dentro da célula (do potencial hídrico alto para o baixo) (Figura 3.9). À medida que a água entra, a parede celular resiste sendo estendida, aumentando a pressão de turgor (7) da célula. No equilíbrio [Puta = Psolução; APy = O], O Y, celular aumentou suficientemente para elevar o '" celular ao mesmo valor do Yda solução, e o movimento líquido de água cessa. A água também pode sair da célula por osmose. Quando uma célula vegetal túrgida é colocada em uma solução de sacarose que tem um potencial hídrico mais negativo do que o potencial hídrico da célula, a água se moverá da célula túrgida para a solução (Figura 3.10). e Se a célula for comprimida, seu me aumentado, assim como o Y celular, resultando em um A? de tal modo que a água flui para fora da célula (Figura 3.10). Propriedades da parede celular e da membrana plasmática e A elasticidade da parede celular define a relação entre pressão de turgor e volume celular, enquanto a permeabilidade à água

RESUMO

A fotossíntese expõe as plantas à perda de água e à ameaça de desidratação. Para impedir a dessecação, a água deve ser absorvida pelas raízes e transportada através do corpo da planta.

A água na vida das plantas

- As paredes celulares permitem às células vegetais desenvolverem grandes pressões hidrostáticas internas (pressão de turgor). A pressão de turgor é essencial para muitos processos vegetais.
- A água limita a produtividade tanto de ecossistemas agrícolas como de ecossistemas naturais (**Figuras 3.1, 3.2**).
- Cerca de 97% da água absorvida pelas raízes são conduzidos pela planta e perdidos por transpiração a partir das superfícies foliares.
- A absorção de CO_2 é acoplada à perda de água por meio de uma rota difusional em comum.

A estrutura e as propriedades da água

- A polaridade e a forma tetraédrica das moléculas de água permitem a elas formar pontes de hidrogênio que dão à água suas propriedades físicas incomuns; ela é um excelente solvente e tem um alto calor específico, um extraordinariamente alto calor latente de vaporização e uma alta resistência à tensão (**Figuras 3.3, 3.6**).
- A coesão, a adesão e a tensão superficial dão origem à capilaridade (**Figuras 3.4, 3.5**).

Difusão e osmose

- O movimento térmico aleatório de moléculas resulta em difusão (**Figuras 3.7, 3.8**).
- A difusão é importante por pequenas distâncias. O tempo médio para uma substância difundir-se a uma distância determinada aumenta com o quadrado da distância.
- Osmose é o movimento líquido de água através de uma barreira seletivamente permeável.

Potencial hídrico

- O potencial químico da água mede a energia livre da água em um estado determinado.
- Concentração, pressão e gravidade contribuem para o potencial hídrico (Ψ) nas plantas.
- Ψ_s, o potencial de soluto ou potencial osmótico, representa a diluição da água pelos solutos e a redução da energia livre da água.
- Ψ_p, o potencial de pressão, representa o efeito da pressão hidrostática sobre a energia livre da água. Pressão positiva (pressão de turgor) eleva o potencial hídrico; a pressão negativa (tensão) o reduz.
- O potencial gravitacional (Ψ_g) costuma ser omitido quando se calcula o potencial hídrico. Assim, $\Psi = \Psi_s + \Psi_p$.

Potencial hídrico das células vegetais

- As células vegetais geralmente têm potenciais hídricos negativos.
- A água entra na célula ou sai dela de acordo com o gradiente de potencial hídrico.
- Quando uma célula flácida é colocada em uma solução que tem um potencial hídrico maior (menos negativo) do que o potencial hídrico da célula, a água se moverá da solução para dentro da célula (do potencial hídrico alto para o baixo) (**Figura 3.9**).
- À medida que a água entra, a parede celular resiste sendo estendida, aumentando a pressão de turgor (Ψ_p) da célula.
- No equilíbrio [$\Psi_{(célula)} = \Psi_{(solução)}$; $\Delta\Psi_w = 0$], o Ψ_p celular aumentou suficientemente para elevar o Ψ celular ao mesmo valor do Ψ da solução, e o movimento líquido de água cessa.
- A água também pode sair da célula por osmose. Quando uma célula vegetal túrgida é colocada em uma solução de sacarose que tem um potencial hídrico mais negativo do que o potencial hídrico da célula, a água se moverá da célula túrgida para a solução (**Figura 3.10**).
- Se a célula for comprimida, seu Ψ_p é aumentado, assim como o Ψ celular, resultando em um $\Delta\Psi$ de tal modo que a água flui para fora da célula (**Figura 3.10**).

Propriedades da parede celular e da membrana plasmática

- A elasticidade da parede celular define a relação entre pressão de turgor e volume celular, enquanto a permeabilidade à água

 da membrana plasmática e do tonoplasto determina quão rápido as células trocam água com seu entorno. Uma vez que as células vegetais têm paredes relativamente rigidas, pequenas alterações no volume delas causam grandes variações na pressão de turgor (Figura 3.11). Para qualquer A'Y inicial diferente de zero, o movimento líquido de água através da membrana diminuirá com o tempo à medida que os potenciais hídricos, interno e externo, convirjam (Figura 3.13). Aquaporinas são canais de membrana seletivos à água (Figura 3.14). O status hídrico da planta e Durante a seca, a fotossíntese e o crescimento são inibidos, enquanto as concentrações de ácido abscísico e de solutos aumentam (Figura 3.15). e Durante a seca, as plantas devem utilizar energia para manter a pressão de turgor por acumulação de solutos, assim como para sustentar o crescimento de raízes e vascular. e Moléculas sinalizadoras ativadas por extensão na membrana plasmática podem permitir às células vegetais perceber mudanças em seu status hídrico por meio de alterações no volume. MATERIAL DA INTERNET Tópico 3.1 Calculando a ascensão capilar A quantificação da ascensão capilar permite a avaliação de seu papel funcional no movimento da água nas plantas. Tópico 3.2 Calculando tempos de meia-vida de difusão A avaliação do tempo necessário para uma molécula como a glicose difundir-se por meio de células, tecidos e órgãos mostra que a difusão tem relevância fisiológica apenas em curtas distâncias. Tópico 3.3 Convenções alternativas para componentes do potencial hídrico Os fisiologistas vegetais desenvolveram várias convenções para definir o potencial hídrico em plantas. Uma comparação das principais definições em alguns desses sistemas de convenção proporciona um melhor entendimento da literatura de relações hídricas. Tópico 3.4 Temperatura e potencial hídrico A variação na temperatura entre O e 30ºC tem um efeito relativamente pequeno no potencial osmótico. Tópico 3.5 Pressões de turgor negativas podem existir em células vivas? Admite-se que o '", seja O ou maior em células vivas; isso é verdade para células vivas com paredes lignificadas? e Tópico 3.6 Medindo o potencial hídrico Vários métodos estão disponíveis para medir o potencial hídrico nas células e nos tecidos vegetais. e Tópico 3.7 Potencial mátrico O potencial mátrico é usado para quantificar o potencial químico da água em solos, sementes e

paredes celulares. e Tópico 3.8 Murcha e plasmólise A plasmólise é uma importante mudança estrutural* resultante de uma grande perda de água por osmose. e Tópico 3.9 Compreendendo a condutividade hidráulica Condutividade hidráulica, uma medida da permeabilidade da membrana à água, é um dos fatores que determinam a velocidade do movimento da água nas plantas. *N. de T. Essa mudança estrutural refere-se à célula vegetal. Leituras sugeridas Bartlett, M. K, Scoffoni, C., and Sack, L. (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. Ecol. Lett. 15: 393-405. Chaumont, F. and Tyerman, S. D. (2014) Aquaporins: Highly regulated channels controlling plant water relations. Plant Physiol. 164: 1600-1618. Goldstein, G., Ortega, J. K. E., Nerd, A. and Nobel, P. S. (1991) Diel patterns of water potential components for the crassulacean acid metabolism plant Opuntia ficus-indica when well-watered or droughted. Plant Physiol. 95: 274-280. Kramer, P.]., and Boyer, J. S. (1995) Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego. Maurel, €. Verdoucg, L., Luu, D.-T. and Santoni, V. (2008) Plant aquaporins: Membrane channels with multiple integrated functions. Annu. Rev. Plant Biol. 59: 595-624. Munns, R. (2002) Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Environ. 25: 239-250. Nobel, P. S. (1999) Physicochemical and Environmental Plant Physiology. 2nd ed. Academic Press, San Diego. Tardieu, F., Parent, B., Caldeira, C. F., and Welcker, C. (2014) Genetic and physiological controls of growth under water deficit. Plant Physiol. 164: 1628-1635. Wheeler, T. D., and Stroock, A. D. (2008) The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. Nature 455: 208-212.

da membrana plasmática e do tonoplasto determina quão rápido as células trocam água com seu entorno.

- Uma vez que as células vegetais têm paredes relativamente rígidas, pequenas alterações no volume delas causam grandes variações na pressão de turgor (**Figura 3.11**).
- Para qualquer $\Delta\Psi$ inicial diferente de zero, o movimento líquido de água através da membrana diminuirá com o tempo à medida que os potenciais hídricos, interno e externo, convirjam (**Figura 3.13**).
- Aquaporinas são canais de membrana seletivos à água (**Figura 3.14**).

O *status* hídrico da planta

- Durante a seca, a fotossíntese e o crescimento são inibidos, enquanto as concentrações de ácido abscísico e de solutos aumentam (**Figura 3.15**).
- Durante a seca, as plantas devem utilizar energia para manter a pressão de turgor por acumulação de solutos, assim como para sustentar o crescimento de raízes e vascular.
- Moléculas sinalizadoras ativadas por extensão na membrana plasmática podem permitir às células vegetais perceber mudanças em seu *status* hídrico por meio de alterações no volume.

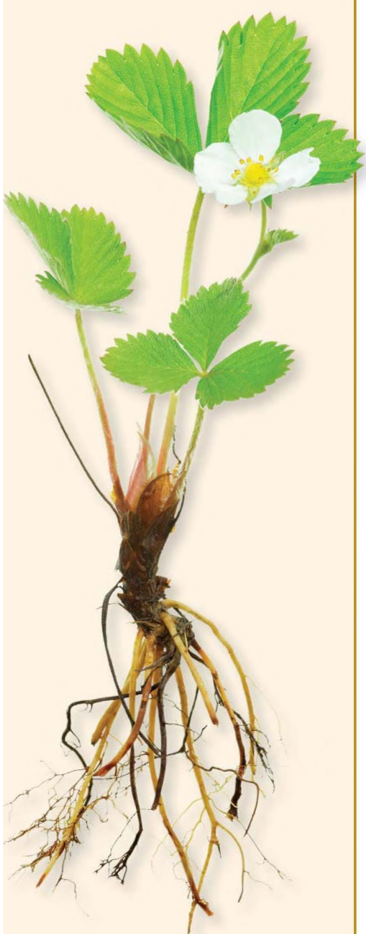
MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 3.1 Calculando a ascensão capilar** A quantificação da ascensão capilar permite a avaliação de seu papel funcional no movimento da água nas plantas.
- **Tópico 3.2 Calculando tempos de meia-vida de difusão** A avaliação do tempo necessário para uma molécula como a glicose difundir-se por meio de células, tecidos e órgãos mostra que a difusão tem relevância fisiológica apenas em curtas distâncias.
- **Tópico 3.3 Convenções alternativas para componentes do potencial hídrico** Os fisiologistas vegetais desenvolveram várias convenções para definir o potencial hídrico em plantas. Uma comparação das principais definições em alguns desses sistemas de convenção proporciona um melhor entendimento da literatura de relações hídricas.
- **Tópico 3.4 Temperatura e potencial hídrico** A variação na temperatura entre 0 e 30°C tem um efeito relativamente pequeno no potencial osmótico.
- **Tópico 3.5 Pressões de turgor negativas podem existir em células vivas?** Admite-se que o Ψ_p seja 0 ou maior em células vivas; isso é verdade para células vivas com paredes lignificadas?
- **Tópico 3.6 Medindo o potencial hídrico** Vários métodos estão disponíveis para medir o potencial hídrico nas células e nos tecidos vegetais.
- **Tópico 3.7 Potencial mátrico** O potencial mátrico é usado para quantificar o potencial químico da água em solos, sementes e paredes celulares.
- **Tópico 3.8 Murcha e plasmólise** A plasmólise é uma importante mudança estrutural* resultante de uma grande perda de água por osmose.
- **Tópico 3.9 Compreendendo a condutividade hidráulica** Condutividade hidráulica, uma medida da permeabilidade da membrana à água, é um dos fatores que determinam a velocidade do movimento da água nas plantas.

*N. de T. Essa mudança estrutural refere-se à célula vegetal.

Balanço Hídrico das Plantas vida na atmosfera da Terra apresenta um desafio impressionante para as plantas terrestres. Por um lado, a atmosfera é a fonte de dióxido de carbono, necessário para a fotossíntese. Por outro, ela em geral é bastante seca, levando a uma perda líquida de água devido à evaporação. Como as plantas carecem de superfícies que permitam a difusão de CO, para seu interior enquanto impeçam a perda de água, a absorção de CO, as expõe ao risco de desidratação. Esse problema é agravado porque o gradiente de concentração para a absorção de CO, é muito menor do que o gradiente de concentração que regula a perda de água. Para atender as demandas contraditórias de maximizar a absorção de dióxido de carbono enquanto limitam a perda de água, as plantas desenvolveram adaptações para controlar a perda de água pelas folhas e repor a água perdida para a atmosfera com água extraída do solo. Neste capítulo, serão examinados os mecanismos e as forças propulsoras que operam no transporte de água dentro da planta e entre a planta e seu ambiente. Inicialmente, será examinado o transporte de água enfocando a água no solo. A água no solo O conteúdo de água e sua taxa de movimento no solo dependem em grande parte do tipo e da estrutura do solo. Em um extremo está a areia, cujas partículas podem medir 1 mm de diâmetro ou mais. Solos arenosos têm uma área de superfície por unidade de grama de solo relativamente pequena e grandes espaços ou canais entre as partículas. No outro extremo está a argila, cujas partículas são menores que 2 um de diâmetro. Solos argilosos têm áreas de superfície muito maiores e canais menores entre as partículas. Com o auxílio de substâncias orgânicas como o húmus (matéria orgânica em decomposição), as partículas de argila podem agregar-se em “torrões”, possibilitando a formação de grandes canais que ajudam a melhorar a aeração do solo e a infiltração de água. Quando um solo é pesadamente aguado por chuva ou irrigação (ver Tópico 4.1 na internet), a água percola por gravidade através dos espaços entre as partículas de solo, parcialmente deslocando e, em alguns casos, aprisionando ar nesses canais. Como a água é puxada para dentro dos espaços entre as partículas do solo por capilaridade, os menores canais são preenchidos primeiro. Dependendo da sua quantidade disponível, a água no solo pode existir como uma película aderente à superfície de suas

4



Através da raiz (AP) partículas; ela pode preencher os canais menores, mas não os maiores, ou pode preencher todos os espaços entre as partículas. Em solos arenosos, os espaços entre as partículas são tão grandes que a água tende a drenar a partir deles e permanecer somente sobre as superfícies das partículas e nos espaços onde as partículas entram em contato. Em solos argilosos, os espaços entre as partículas são tão pequenos que muita água é retida contra a força da gravidade. Poucos dias após ser saturado pela chuva, um solo argiloso pode reter 40% da água por unidade de volume. Por outro lado, os solos arenosos em geral retêm somente cerca de 15% de água por volume depois de completamente molhados. Nas seções seguintes, será examinado como a estrutura física influencia o potencial hídrico, como a água se movimenta no solo e como as raízes absorvem a água necessária às plantas. Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 4.1. Principais forças propulsoras do fluxo de água do solo através da planta para a atmosfera: diferenças na concentração de vapor de água (Ac,,) entre a folha e o ar são responsáveis pela difusão de vapor de água da folha para o ar; diferenças no potencial de pressão (A'",) governam o fluxo de massa de água pelos condutos xilemáticos; diferenças no potencial hídrico (A!) são responsáveis pelo movimento de água através de células vivas na raiz. Uma pressão hidrostática negativa na água do solo diminui seu potencial hídrico Da mesma forma que o potencial hídrico das células vegetais, o potencial hídrico dos solos pode ser decomposto em três componentes: o potencial osmótico, o potencial de pressão e o potencial gravitacional. O potencial osmótico (Y; ver Capítulo 3) da água do solo em geral é desprezível, pois, excetuando os solos salinos, as concentrações de soluto são baixas; um valor típico pode ser (0,02 MPa. Em solos que contêm uma concentração substancial de sais, entretanto, o Y, pode ser significativo, talvez —0,2 MPa ou menor. O segundo componente do potencial hídrico do solo é o potencial de pressão ('7,) (Figura 4.1). Para solos úmidos, o !?, é muito próximo de zero. À medida que o solo seca, o P, decresce e pode tornar-se bem negativo. De onde vem o potencial de pressão negativo da água do solo? Lembre a discussão sobre capilaridade no Capítulo 3, em que a água tem uma alta tensão superficial que tende a minimizar as interfaces ar-água. No entanto, devido às

forças de adesão, a água também tende a se prender às superfícies das partículas do solo (Figura 4.2). À medida que o conteúdo de água do solo decresce, a água retrocede para os interstícios entre partículas do solo, formando superfícies ar-água cujas curvaturas representam o balanço entre a tendência de minimizar a área de superfície da interface ar-água e a atração da água pelas partículas do solo. A água sob uma superfície curva desenvolve uma pressão negativa, que pode ser estimada pela seguinte fórmula: y -21 Po (4.1) em que T é a tensão superficial da água (7,28 x 10° MPa m) er é o raio de curvatura da interface ar-água. Observe que essa é a mesma equação de capilaridade discutida no Tópico 3.1 na internet (ver também Figura 3.5), sendo que aqui as partículas de solo são consideradas como completamente molháveis (ângulo de contato 0 = 0; cos 0 = 1). À medida que o solo seca, a água é removida primeiro dos espaços maiores entre suas partículas e, então, sucessivamente dos espaços menores entre e dentro das partículas do solo. Nesse processo, o valor de 'P, na água do solo pode se tornar bem negativo devido às curvaturas crescentes das superfícies ar-água em poros de diâmetros sucessivamente menores. Por exemplo, uma curvatura de r = 1 um (aproximadamente do tamanho das maiores partículas de argila) corresponde a um valor de 'Y, de —0,15 p MPa. O valor de ?, pode facilmente alcançar —1 a -2 MPa

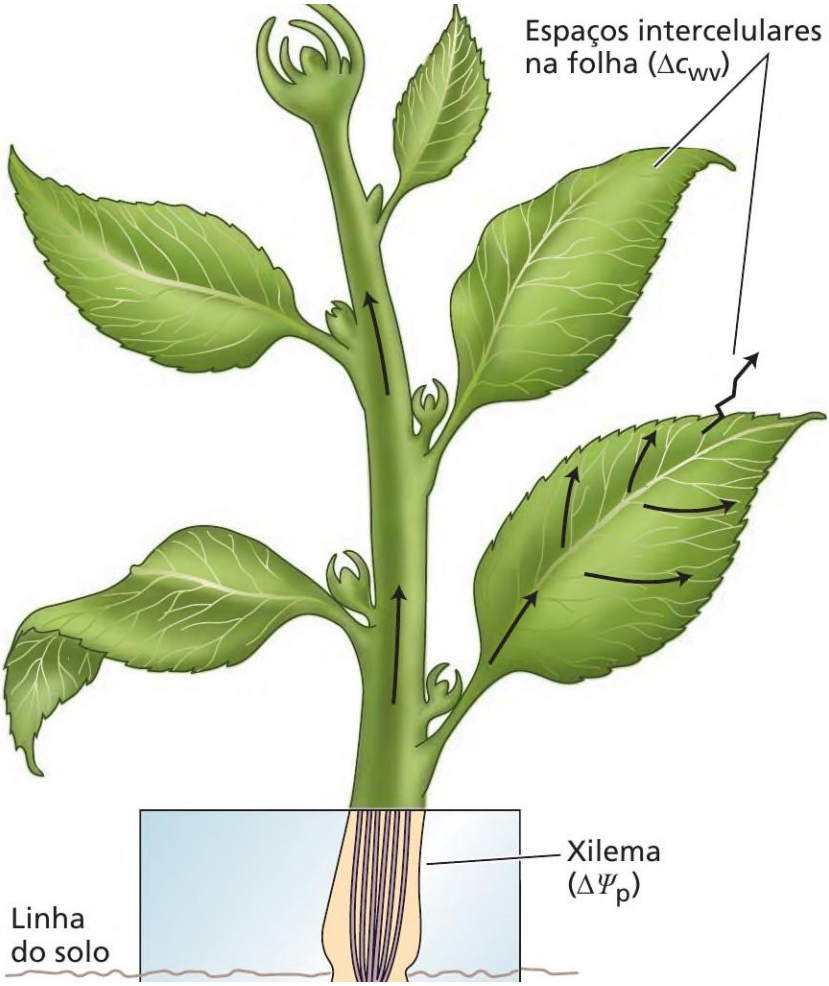

Espaços intercelulares na folha (Δc_{wv})
Xilema ($\Delta \Psi_p$)
Linha do solo

Figura 4.2 Os pelos da raiz fazem um contato Íntimo com as partículas do solo e amplificam bastante a área de superfície utilizada para a absorção de água pela planta. O solo é uma mistura de partículas (areia, argila, silte e material orgânico), água, solutos dissolvidos e ar. A água é adsorvida à superfície das partículas do solo. À medida que a água é absorvida pela planta, a solução do solo recua para pequenos compartimentos, canais e fissuras entre as partículas do solo. Nas interfaces ar-água, esse recuo faz a superfície da solução do solo desenvolver um menisco côncavo (interfaces curvas entre ar e água, marcadas na figura por setas), desenvolvendo uma tensão (pressão negativa) na solução por meio da tensão superficial. À medida que mais água é removida do solo, a curvatura dos meniscos ar-água aumenta, gerando tensões maiores (pressões mais negativas). à medida que a interface ar-água retrocede para dentro dos espaços menores entre as partículas de argila. O terceiro componente é o potencial gravitacional (P,). A gravidade exerce um papel importante na drenagem. O movimento descendente da água deve-se ao fato que o !?, é proporcional à elevação: maior em elevações maiores e vice-versa. A água move-se pelo solo por fluxo de massa Fluxo de massa é o movimento conjunto de moléculas em massa,* na maioria das vezes em resposta a um gradiente de pressão. Exemplos comuns de fluxo de massa são a água movendo-se ao longo de uma mangueira de jardim ou rio abaixo. O movimento da água pelos solos é, na maior parte das vezes, por fluxo de massa. Como a pressão da água no solo se deve à existência de interfaces ar-água curvadas, a água flui de regiões de maior conteúdo de água no solo, onde os espaços preenchidos com água são maiores e, portanto, o '", é menos negativo, para regiões de menor conteúdo de água no solo, onde os espaços menores preenchidos com água estão associados a interfaces ar-água mais curvadas e um 'Z, mais negativo. Algum movimento de água também ocorre por difusão de vapor de água, o que pode ser importante em solos secos. À medida que absorvem, as plantas esgotam o solo de água junto à superfície das raízes. Esse esgotamento reduz o 'Y, próximo à superfície da raiz e estabelece um gradiente de pressão em relação às regiões vizinhas do solo que possuem valores mais altos de '?,. Uma vez que os espaços porosos preenchidos com água se interconectam no solo, a água move-se obedecendo a um gradiente de pressão em direção à superfície das

raízes por fluxo de massa através desses canais. A taxa de fluxo de água nos solos depende de dois fatores: tamanho do gradiente de pressão pelo solo e condutividade hidráulica do solo. A condutividade hidráulica do solo é uma medida da facilidade com que a água se move pelo solo; ela varia com o tipo de solo e com seu conteúdo de água. Solos arenosos, que possuem grandes espaços entre as partículas, têm alta condutividade hi*N. de T. No original, do francês, en masse. 101 Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas Água Partícula Partícula Ar de areia de argila (solo úmido) Pelo da raiz (solo secando) dráulica quando saturados, enquanto solos argilosos, com somente diminutos espaços entre suas partículas, têm condutividade hidráulica visivelmente menor. À medida que o conteúdo de água (e, por consequência, o potencial hídrico) de um solo decresce, sua condutividade hidráulica diminui drasticamente. Esse decréscimo na condutividade hidráulica do solo deve-se principalmente à substituição da água por ar nos seus espaços. Quando o ar se desloca para dentro de um canal do solo previamente preenchido por água, o movimento de água através daquele canal restringe-se à periferia dele. À medida que mais espaços do solo são preenchidos por ar, o fluxo de água é limitado aos canais menos numerosos e mais estreitos, e, com isso, a condutividade hidráulica cai. (O Tópico 4.2 na internet mostra como a textura do solo influencia tanto a sua capacidade em reter água como sua condutividade hidráulica.) Absorção de água pelas raízes O contato entre a superfície da raiz e o solo é essencial para a absorção efetiva de água. Esse contato proporciona a área de superfície necessária para a absorção de água** e é maximizado pelo crescimento das raízes e dos pelos destas no solo. Pelos das raízes são projeções filamentosas das células da epiderme que aumentam significativamente a área de superfície das raízes, proporcionando, assim, maior capacidade para a absorção de íons e água do solo. O exame de indivíduos de trigo de três meses de idade mostrou que os pelos constituíam mais de 60% da área de superfície das raízes (ver Figura 5.7). A água penetra mais prontamente na raiz próximo ao seu ápice. Regiões maduras da raiz são menos permeáveis à água porque elas desenvolvem uma camada epidérmica modificada que contém materiais hidrofóbicos em suas paredes. Embora, inicialmente, possa parecer contraintuitivo que qualquer porção do sistema de raízes seja impermeável à água, as regiões mais velhas das raízes precisam **N. de T. Esse contato

reduz a chamada resistência da interface solo-raiz à passagem de água e permite melhor absorção de água pela área de superfície das raízes.

102 Unidade | o s Menos suberizada» Mais suberizada 1,6Ápice em crescimento Regiões de não crescimento da raiz Taxa de absorção de água por segmento (10-68 L h-1) 0 | | | | I |] 40 80 120 160 200 240 500 Distância do ápice da raiz (mm) (C) / Sistema de raízes Toda a superfície é igualmente permeável Apenas as zonas próximas ao ápice da raiz são permeáveis ser lacradas se houver necessidade de absorção de água (e, assim, fluxo de massa de nutrientes) a partir de regiões do sistema de raízes que estão explorando ativamente novas áreas no solo (Figura 4.3). O contato entre o solo e a superfície da raiz é facilmente rompido quando o solo é perturbado. Essa é a razão pela qual as plantas e as plântulas recentemente transplantadas precisam ser protegidas da perda de água durante os primeiros dias após o transplante. A partir daí, o novo crescimento das raízes no solo restabelece o contato solo-raiz e a planta pode suportar melhor o estresse hídrico. A partir de agora, será considerado como a água se move dentro da raiz e os fatores que determinam sua taxa de absorção por esse órgão. A água move-se na raiz pelas rotas apoplástica, simplástica e transmembrana No solo, a água flui entre suas partículas. Entretanto, da epiderme até a endoderme, existem três rotas pelas quais a água pode fluir (Figura 4.4): a rota apoplástica, a simplástica e a transmembrana. 1. O apoplasto é o sistema contínuo de paredes celulares, espaços intercelulares de aeração e lumes de células não vivas (i.e. condutos do xilema e fibras). Nessa rota, a água move-se pelas paredes celulares e por espaços extracelulares (sem atravessar qualquer memTransporte e Translocação de Água e Solutos Figura 4.3 Taxa de absorção de água para segmentos curtos (3-5 mm) em várias posições ao longo de uma raiz intacta de abóbora (Cucurbita pepo) (A). Diagrama da absorção de água no qual a superfície total da raiz é igualmente permeável (B) ou é impermeável nas regiões mais velhas devido à deposição de suberina, um polimero hidrofóbico (C). Quando as superfícies da raiz são igualmente permeáveis, a maior parte da água entra próximo ao topo do sistema de raízes, com as regiões mais distais sendo hidraulicamente isoladas à medida que a sucção no xilema é atenuada devido ao influxo de água. A diminuição da permeabilidade das regiões mais velhas da raiz permite que as tensões no xilema se estendam além no sistema de raízes, possibilitando a absorção de água por suas regiões distais. (A, de Kramer e Boyer, 1995.) brana) à medida que se desloca ao

longo do parênquima cortical da raiz. 2. O simplasto consiste na rede de citoplasmas celulares interconectados por plasmodesmos. Nessa rota, a água desloca-se através do parênquima cortical via plasmodesmos (ver Capítulo 1). 3. A rota transmembrana é a via pela qual a água entra em uma célula por um lado, sai pelo outro lado, entra na próxima célula da série e assim por diante. Nessa rota, a água atravessa a membrana plasmática de cada célula em seu caminho duas vezes (uma na entrada e outra na saída). O transporte através do tonoplasto também pode estar envolvido. Apesar da importância relativa das rotas apoplástica, simplástica e transmembrana ainda não ter sido completamente estabelecida, experimentos com a técnica da sonda de pressão (ver Tópico 3.6 na internet) indicam um importante papel das membranas plasmáticas e, portanto, da rota transmembrana no movimento de água através do parênquima cortical da raiz. E, embora se possam definir três rotas, é importante lembrar que a água não se move de acordo com um único caminho escolhido, mas para onde os gradientes e as resistências a dirijam. Determinada molécula de água movendo-se no simplasto pode atravessar a membrana, mover-se no apoplasto por um momento e, após, retornar para o simplasto novamente. Na endoderme, o movimento da água pelo apoplasto é obstruído pela estria de Caspary (ver Figura 4.4). A estria de Caspary é uma banda dentro das paredes celulares radiais da endoderme que é impregnada com lignina, um polímero hidrofóbico.* Ela se forma na parte da raiz que não está em crescimento, vários milímetros a vários centímetros do seu ápice, aproximadamente ao mesmo tempo em que os primeiros elementos do xilema amadurecem. A estria de Caspary quebra a continuidade da rota apoplástica, forçando a água e os solutos a passarem pela membrana, a fim de atravessarem a endoderme. A necessidade da água em se mover simplasticamente através da endoderme ajuda a explicar por que a *N. de R.T. Em uma abordagem tridimensional da endoderme, a estria de Caspary encontra-se nas suas paredes radiais (anticlinais) e transversais.

Rotas simplástica e transmembrana 103 Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas Estria de Caspary Periciclo Xilema Parênquima cortical = Epiderme Rota apoplástica Figura 4.4 Rotas de absorção de água pela raiz. Através do parênquima cortical, a água pode se movimentar pelas rotas apoplástica, transmembrana e simplástica. Na rota simplástica, a água flui entre células pelos plasmodesmos, sem atravessar a membrana plasmática. Na rota transmembrana, a água move-se através das membranas plasmáticas, com uma curta permanência no espaço da parede celular. Na endoderme, a rota apoplástica é bloqueada pela estria de Caspary. Observe que, embora elas sejam representadas como três rotas distintas, na realidade as moléculas de água se movem entre o simplasto e o apoplasto direcionadas por gradientes no potencial hídrico e resistências hidráulicas. permeabilidade das raízes à água depende tão fortemente da presença de aquaporinas. A repressão (down-regulation) da expressão de genes para aquaporinas reduz marcantemente a condutividade hidráulica das raízes e pode resultar em plantas que murcham facilmente ou que compensam pela produção de sistemas de raízes maiores. A absorção de água decresce quando as raízes são submetidas a baixas temperaturas ou a condições anaeróbias ou quando são tratadas com inibidores respiratórios. Até recentemente não havia explicação para a conexão entre a respiração da raiz e a absorção de água, ou para a enigmática murcha de plantas em locais inundados. Agora se sabe que a permeabilidade de aquaporinas pode ser regulada em resposta ao pH intracelular. Taxas reduzidas de respiração, em resposta à baixa temperatura ou a condições anaeróbias, podem levar a aumentos no pH intracelular. Esse aumento no pH citosólico altera a condutância das aquaporinas nas células da raiz, resultando em raízes que são marcantemente menos permeáveis à água. Portanto, a manutenção da permeabilidade à água da membrana requer um gasto de energia pelas células da raiz; essa energia é fornecida pela respiração. A acumulação de solutos no xilema pode gerar "pressão de raiz” Às vezes, as plantas exibem um fenômeno referido como pressão de raiz. Por exemplo, se o caule de uma plântula é seccionado logo acima do solo, o coto normalmente exsudará seiva do xilema cortado por muitas horas. Se um manômetro é selado sobre o coto, pressões positivas que atingem até 0,2 MPa (e às vezes até valores mais altos) podem ser medidas.

Quando a transpiração é baixa ou está ausente, uma pressão hidrostática positiva se estabelece no xilema, porque as raízes continuam a absorver íons do solo e a transportá-los para o xilema. A formação de solutos na seiva do xilema leva a um decréscimo no potencial osmótico (V) do xilema e, portanto, a um decréscimo no seu potencial hídrico (7). Essa diminuição do Y proporciona a força propulsora para a absorção de água, que, por sua vez, gera uma pressão hidrostática positiva no xilema. De fato, os tecidos multicelulares da raiz comportam-se como uma membrana osmótica, desenvolvendo uma pressão hidrostática positiva no xilema em resposta à acumulação de solutos.

 Figura 4.5 Gutação em uma folha de manto-de-senhora (Alchemilla vulgaris). De manhã cedo, a planta secreta gotículas de água pelos hidatódios, localizados nas margens de suas folhas. A probabilidade de ocorrência de pressão de raiz é maior quando os potenciais hídricos do solo são altos e as taxas de transpiração são baixas. Quando as taxas de transpiração aumentam, a água é transportada através da planta e perdida para a atmosfera tão rapidamente que uma pressão positiva resultante da absorção de íons nunca se desenvolve no xilema. As plantas que desenvolvem pressão de raiz frequentemente produzem gotículas líquidas nas margens de suas folhas, fenômeno conhecido como gutação (Figura 4.5). A pressão positiva no xilema provoca exsudação da seiva do xilema por poros especializados chamados de hidatódios, que estão associados às terminações de nervuras na margem da folha. As “gotas de orvalho” que podem ser vistas nos ápices de folhas pela manhã são, na verdade, gotículas de gutação exsudadas dos hidatódios. A gutação é mais evidente quando a transpiração é suprimida e a umidade relativa é alta, como à noite. É possível que a pressão de raiz reflita uma consequência inevitável das altas taxas de acumulação de íons. No entanto, a existência de pressões positivas no xilema à noite pode ajudar a dissolver bolhas de gás anteriormente formadas e, assim, desempenhar uma função importante na reversão de efeitos deletérios da cavitação descrita na próxima seção. Transporte de água pelo xilema Na maioria das plantas, o xilema constitui a parte mais longa da rota de transporte de água. Em uma planta de 1m de altura, mais de 99,5% da rota de transporte de água encontram-se dentro do xilema; em árvores altas, o xilema representa uma fração ainda maior da rota. Comparado com o movimento de água por camadas de células Transporte e Translocação de Água e Solutos vivas, O xilema é uma rota simples, de baixa resistência. Nas seções seguintes, será examinado como a estrutura do xilema contribui para o movimento de água das raízes às folhas e como a pressão hidrostática negativa gerada pela transpiração foliar puxa a água pelo xilema. O xilema consiste em dois tipos de células de transporte As células condutoras no xilema têm uma estrutura especializada que lhes permite transportar grandes quantidades de água com grande eficiência. Existem dois tipos principais de células de transporte de água no xilema: traqueídes e elementos de vaso (Figura 4.6). Os

elementos de vaso são encontrados somente em angiospermas, em um pequeno grupo de gimnospermas chamado de Gnetales e em alguns fetos. As traqueídes estão presentes tanto em angiospermas quanto em gimnospermas, assim como em fetos e outros grupos de plantas vasculares. A maturação tanto de traqueídes quanto de elementos de vaso envolve a produção de paredes celulares secundárias e a subsequente morte da célula: a perda do citoplasma e de todos os seus conteúdos. O que permanece são paredes celulares lignificadas e espessas, que formam tubos ocos pelos quais a água pode fluir com resistência relativamente baixa. Traqueídes são células fusiformes alongadas (ver Figura 4.6A) organizadas em filas verticais sobrepostas (Figura 4.7). A água flui entre traqueídes por meio de numerosas pontoações em suas paredes laterais (ver Figura 4.6B). Pontoações são regiões microscópicas nas quais a parede secundária inexiste e somente a parede primária está presente (ver Figura 4.60). As pontoações de uma traqueíde em geral estão localizadas em oposição às pontoações de uma traqueíde adjacente, formando pares de pontoações. Os pares de pontoações constituem uma rota de baixa resistência para o movimento de água entre traqueídes. A camada permeável à água entre os pares de pontoações, que consiste em duas paredes primárias e uma lamela média, é denominada membrana de pontoação. As membranas de pontoação em traqueídes de algumas espécies de coníferas têm um espessamento central chamado de toro, circundado por uma região porosa e relativamente flexível denominada margo (ver Figura 4.60). O toro atua como uma válvula: quando ele está no centro da cavidade da pontoação, ela permanece aberta; quando ele está alojado nos espessamentos circulares ou ovais de parede que margeiam a pontoação, ela está fechada. Essa disposição do toro impede efetivamente que bolhas de ar se expandam nas traqueídes vizinhas (adiante, será discutida brevemente essa formação de bolhas — processo chamado de cavitação). Com pouquíssimas exceções, as membranas de pontoação em todas as outras plantas, tanto em traqueídes como em elementos de vaso, carecem de toro. Porém, como os poros cheios de água nas membranas de pontoação de não coníferas são muito pequenos, elas também servem como uma barreira efetiva contra o

(A) Traqueídes Elementos de vaso Placa de perfuração (composta) S Sa» b Ss. dl ç3 + nn É perfuração | simples, R o) q s op =s o (o) Ss, o] = o) s | dh 8 É a od | oO a oo| É, 09 s (So | Es o| o Po E So| [o [RO Sa o 3 o çº s (o) | =. 0 o bo Ss dl o 00 4 E e Po s.| Ss E 96 s q 9 Ss. s 0| Ss (o s| 0. 3 (o) S| (o Se (o) s 0, o q - RO) —) E / od ES a é es o? E (o) SE o? Ss. E | ão) Es lo) S (o) PS| 8 E =| É ol 2)) 8 S] o) P (9 S 9 E! (C) Coníferas (D) Outras plantas vasculares Paredes Par de celulares Par de pontoações secundárias pontoações É > Paredes celulares secundárias Margo = =s E Membrana oro de pontoação 7] Câmara da /F camara da pontoação pontoação Paredes celulares primárias Paredes celulares primárias 105 Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas Figura 4.6 Condutos do xilema e suas interconexões. (A) Comparação estrutural de traqueídes e elementos de vaso. Traqueídes são células mortas, ocas e alongadas, com paredes altamente lignificadas. As paredes contêm numerosas pontoações — regiões onde não há parede secundária, mas a parede primária permanece. As formas das pontoações e os padrões delas nas paredes variam com a espécie e o tipo de órgão. As traqueídes estão presentes em todas as plantas vasculares. Os vasos consistem em empilhamento de dois ou mais elementos. Assim como as traqueídes, os elementos de vaso são células mortas conectadas entre si por placas de perfuração — regiões da parede onde poros ou orifícios se desenvolveram. Os vasos são conectados a outros vasos e às traqueídes por pontoações. Eles são encontrados na maioria das angiospermas e não estão presentes na maioria das gimnospermas. (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de varredura mostrando dois vasos (dispostos em diagonal do canto inferior esquerdo para o canto superior direito). Pontoações são visíveis nas paredes laterais, assim como as paredes terminais escalariformes entre os elementos de vaso. (200x) (C) Diagrama de uma pontoação areolada de coníferas, com o toro centrado na câmara da pontoação (esquerda) ou deslocado para um lado da câmara (direita). Quando a diferença de pressão entre duas traqueídes é pequena, a membrana de pontoação vai se alojar perto do centro da pontoação areolada, permitindo que a água flua pela região da margem da membrana de pontoação; quando a diferença de pressão entre duas traqueídes é grande, como acontece quando uma está cavitada e a outra permanece preenchida com água sob tensão, a membrana de pontoação é deslocada, de modo que o toro

fica disposto contra as paredes arqueadas sobre ele, impedindo assim que a embolia se propague entre traqueídes. (D) As membranas de pontoação de angiospermas e de outras plantas vasculares não coníferas, ao contrário, são relativamente homogêneas em suas estruturas. Essas membranas de pontoação têm poros muito pequenos em comparação com os das coníferas, os quais previnem a propagação de embolia, mas também impõem uma resistência hidráulica significativa. (C de Zimmermann, 1983.) deslocamento de bolhas de gás. Portanto, as membranas de pontoação de ambos os tipos desempenham uma importante função ao impedir a expansão de bolhas de gás, denominada embolia, dentro do xilema. Os elementos de vaso tendem a ser mais curtos e mais largos que as traqueídes e têm paredes terminais perfuradas, estabelecendo-se uma placa de perfuração em cada extremidade da célula. Como as traqueídes, os elementos de vaso têm pontoações em suas paredes laterais (ver Figura 4.6B). Diferentemente das traqueídes, as paredes terminais perfuradas permitem que os elementos de vaso sejam empilhados extremidade com extremidade para formar um conduto muito maior denominado vaso (ver Figura 4.7). Os vasos são condutos multicelulares que variam em comprimento, tanto dentro das espécies quanto entre elas. Os vasos variam desde poucos centímetros até muitos metros. Os elementos de vaso encontrados nas extremidades de um vaso carecem de perfurações em suas paredes terminais e são conectados aos vasos vizinhos pelas pontoações. A água move-se através do xilema por fluxo de massa acionado por pressão O fluxo de massa acionado por pressão da água é responsável pelo transporte de água a longa distância no xilema.

106 Unidade | e Traqueídes terminal do vaso Vaso cavitado 2 =) preenchido Traqueíde da cavitada | preenchida "| comar perfuração escalariforme O 000 Se cgo o. e Doo 9, DEL ESSO ao DG O fp o 8 Pontoação 9)) | o of Água Po dos É H EE) líquida |: % £) E 0 E) e [:) o Ele também é responsável por grande parte do fluxo de água no solo e nas paredes celulares dos tecidos vegetais. Ao contrário da difusão de água através de membranas semipermeáveis, o fluxo de massa acionado por pressão é independente do gradiente de concentração de solutos, visto que variações na viscosidade são desprezíveis. Se for considerado o fluxo de massa por um tubo, a taxa de fluxo depende do raio (1) do tubo, da viscosidade (n) do líquido e do gradiente de pressão (AP, / Ax) que impulsiona o fluxo. Jean Léonard Marie Poiseuille (1797-1869) foi um médico e fisiologista francês, e a relação que foi descrita é dada por um tipo de equação de Poiseuille: Taxa de fluxo de volume = Es (2) (4.2) 8m/A Ax expressa em metros cúbicos por segundo (mº s'!). Essa equação mostra que o fluxo de massa acionado por pressão é extremamente sensível ao raio do tubo. Se o raio é duplicado, a taxa de fluxo aumenta por um fator de 16 (2%). Elementos de vaso de até 500 um de diâmetro, aproximadamente uma ordem de magnitude maior do que as maiores traqueídes, ocorrem em caules de espécies trepadeiras. Esses vasos de grande diâmetro permitem às lianas transportar grandes quantidades de água a despeito do pequeno diâmetro de seus caules. A Equação 4.2 descreve o fluxo de água através de um tubo cilíndrico e, desse modo, não leva em conta o fato Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 4.7 Vasos (à esquerda) e traqueídes (à direita) formam uma série de rotas paralelas e interconectadas para o movimento de água. A cavitação bloqueia o movimento de água por causa da formação de condutos cheios de ar (embolizados). Uma vez que os condutos do xilema são interconectados por aberturas (“pontoações areoladas”) em suas paredes secundárias espessas, a água pode desviar do vaso bloqueado, movendo-se para condutos adjacentes. Os poros muito pequenos nas membranas de pontoação ajudam a impedir que embolismos se espalhem entre os condutos do xilema. Assim, no diagrama da direita, o gás está contido dentro de uma única traqueíde cavitada. No diagrama da esquerda, o gás preencheu todo o vaso cavitado, aqui mostrado como composto por três elementos de vaso, separados por placas de perfuração

escalariformes (parecendo os degraus de uma escada). Na natureza, os vasos podem ser muito longos (até vários metros de comprimento) e, portanto, compostos por vários elementos de vaso. de que os condutos do xilema têm comprimento finito, de maneira que a água tem que atravessar muitas membranas de pontoação à medida que flui do solo até as folhas. Tudo o mais mantido constante, as membranas de pontoação deveriam impedir o fluxo de água pelas traqueídes unicelulares (e, portanto, mais curtas) em uma maior extensão do que pelos vasos multicelulares (e, portanto, mais longos). Entretanto, as membranas de pontoação de coníferas são muito mais permeáveis à água do que aquelas encontradas em outras plantas, permitindo a essas plantas desenvolverem-se em árvores enormes a despeito de produzirem apenas traqueídes. O movimento de água através do xilema requer um gradiente de pressão menor que o do movimento através de células vivas O xilema proporciona uma rota que opõe pouca resistência ao movimento de água. Alguns valores numéricos ajudarão a apreciar a extraordinária eficiência do xilema. Calculemos a força propulsora requerida para mover a água através do xilema em uma velocidade típica e comparemos esta com a força propulsora que seria necessária para mover a água através de uma rota constituída de células vivas na mesma taxa. Para fins de comparação, será usado um valor de 4 mm s” para a velocidade de transporte no xilema e 40 um como o raio do vaso. Essa é uma velocidade alta para um vaso tão estreito, de modo que ela tenderá a exagerar o gradiente de pressão requerido para sustentar o fluxo de água no xilema. Utilizando uma versão da equação de Poiseuille (ver Equação 4.2), pode-se calcular o gradiente de pressão necessário para mover a água a uma velocidade de 4 mm s! através de um tubo ideal com um raio interno uniforme de 40 pm. O cálculo resulta em um valor de 0,02 MPa m””. A elaboração das suposições, as equações e os cálculos podem ser encontrados no Tópico 4.3 na internet. Evidentemente, os condutos reais de xilema têm superfícies internas das paredes irregulares, e o fluxo de água através das placas de perfuração e pontoações adiciona resistência ao transporte de água. Esses desvios do ideal au

mentam o arrasto friccional: medições evidenciam que a resistência real é maior por um fator de aproximadamente 2. Agora, compare-se esse valor com a força propulsora que seria necessária para mover a água na mesma velocidade de uma célula para outra, atravessando, cada vez, a membrana plasmática. Conforme o cálculo no Tópico 4.3 na internet, a força propulsora necessária para mover a água através de uma camada de células a 4mms"! é de 2 x 10º MPa m'!. Isso é dez ordens de grandeza maior que a força necessária para mover a água pelo vaso de 40 um de raio. O cálculo mostra claramente que o fluxo de água pelo xilema é muito mais eficiente do que o fluxo de água através de células vivas. Contudo, o xilema constitui uma contribuição significativa para a resistência total ao fluxo de água pela planta. Que diferença de pressão é necessária para elevar a água 100 m até o topo de uma árvore? Tendo em mente o exemplo anterior, vê-se que gradiente de pressão é necessário para mover a água até o topo de uma árvore muito alta. As árvores mais altas do mundo são a sequoia-vermelha (Sequoia sempervirens), da América do Norte, e o cinza-da-montanha (Eucalyptus regnans), da Austrália. Indivíduos de ambas as espécies podem ter mais de 100 m de altura. Ao se pensar no caule de uma árvore como um cano longo, pode-se estimar a diferença de pressão necessária para superar o arrasto de atrito do movimento de água do solo ao topo da árvore, multiplicando o gradiente de pressão necessário para mover a água pela altura da árvore. Os gradientes de pressão necessários para mover a água pelo xilema de árvores muito altas são da ordem de 0,01 MPa m"", menores do que no exemplo anterior. Ao multiplicar esse gradiente de pressão pela altura da árvore (0,01 MPa m"! x 100 m), constata-se que a diferença de pressão total necessária para superar a resistência friccional ao movimento da água pelo caule é igual a 1 MPa. Além da resistência friccional, é necessário considerar a gravidade. Como descrito pela Equação 3.4, para uma diferença de altura de 100 m, a diferença no 'P, é de cerca de 1 MPa; ou seja, !, é 1 MPa maior no alto da árvore do que ao nível do solo. Assim, os outros componentes do potencial hídrico devem ser 1 MPa mais negativos no topo da árvore, para compensar os efeitos da gravidade. Para permitir que a transpiração ocorra, o gradiente de pressão decorrente da gravidade precisa ser adicionado àquele exigido para causar o movimento de água pelo xilema. Assim,

calcula-se que uma diferença de pressão aproximada de 2 MPa, da base aos ramos apicais, seja necessária para transportar a água para cima nas árvores mais altas. A teoria da coesão-tensão explica o transporte de água no xilema Em teoria, os gradientes necessários para mover a água no xilema poderiam resultar da geração de pressões positivas na base da planta ou de pressões negativas no topo dela. 107 Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas Foi mencionado que algumas raízes podem desenvolver pressões hidrostáticas positivas no xilema. Entretanto, a pressão de raiz em geral é menor do que 0,1 MPa e desaparece com a transpiração ou quando os solos estão secos; desse modo, ela é claramente insuficiente para mover a água até o topo de uma árvore alta. Além disso, como a pressão de raiz é gerada pela acumulação de íons no xilema, contar com ela para transportar água exigiria um mecanismo para lidar com esses solutos quando a água evaporasse das folhas. Em vez disso, a água no topo de uma árvore desenvolve uma grande tensão (uma pressão hidrostática negativa), que puxa a água pelo xilema. Esse mecanismo, proposto no final do século XIX, é chamado de teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva, pois ele requer as propriedades de coesão da água para suportar grandes tensões nas colunas de água do xilema. Pode-se demonstrar prontamente a existência de tensão puncionando um xilema intacto com uma gota de tinta sobre a superfície caulinar de uma planta transpirante. Quando a tensão no xilema é aliviada, a tinta é instantaneamente puxada para dentro dele, resultando em listras visíveis ao longo do caule. As tensões no xilema necessárias para puxar a água do solo desenvolvem-se nas folhas como uma consequência da transpiração. Como a perda de vapor de água através dos estômatos abertos resulta em um fluxo de água a partir do solo? Quando as folhas abrem seus estômatos para obter CO, para a fotossíntese, o vapor de água difunde-se para fora delas. Isso causa a evaporação da água da superfície das paredes celulares dentro das folhas. Por sua vez, a perda de água das paredes celulares causa o decréscimo do potencial hídrico nelas (Figura 4.8). Isso cria um gradiente no potencial hídrico que gera um fluxo de água em direção aos sítios de evaporação. Uma hipótese de como uma perda de água das paredes celulares resulta em um decréscimo no potencial hídrico é que, quando a água evapora, a superfície de água remanescente é puxada para dentro de interstícios da parede celular (ver Figura 4.8), onde ela forma interfaces ar-água curvadas.

Uma vez que a água adere às microfibrilas de celulose e a outros componentes hidrofílicos da parede celular, a curvatura dessas interfaces induz uma pressão negativa na água. À medida que mais água é removida da parede, a curvatura dessas interfaces ar-água aumenta e a pressão da água torna-se mais negativa (ver Equação 4.1), uma situação análoga ao que ocorre no solo. Uma hipótese alternativa de como a transpiração causa o decréscimo do potencial hídrico nas paredes celulares se concentra nas propriedades do componente péctico da parede celular e é discutida no Ensaio 4.1 na internet. Uma parte da água que flui em direção aos sítios de evaporação provém do protoplasto de células adjacentes. Contudo, como as folhas são conectadas ao solo via uma rota de baixa resistência — o xilema — a maior parte do que repõe a água perdida pelas folhas por transpiração vem do solo. A água fluirá do solo quando o potencial hídrico das

 Parede Membrana celular plasmática Vacúolo BID Gb 000006 Cloroplasto No Citoplasma Raio da Pressão curvatura (um) | hidrostática (MPa) 0,5 -0,3 0,05 = 0,01 = superfície úmida da parede celular Ar Figura 4.8 A força propulsora do movimento de água nas plantas origina-se nas folhas. Uma hipótese de como isso ocorre é que, à medida que a água evapora das superfícies das células do mesofilo, a água retrai-se mais profundamente nos interstícios da parede celular. Como a celulose é hidrofílica (ângulo de contato = 0º), a força resultante da tensão superficial causa uma pressão negativa na fase líquida. À medida que o raio da curvatura dessas interfaces ar-água decresce, a pressão hidrostática torna-se mais negativa, conforme calculado na Equação 4.1. (Micrografia de Gunning e Steer, 1996.) folhas for baixo o suficiente para sobrepujar o 'P, do solo, bem como a resistência associada ao movimento da água pela planta. Observe que, para a água ser puxada do solo, é preciso uma rota contínua preenchida de líquido se estendendo dos sítios de evaporação, para baixo através da planta e para dentro do solo. A teoria da coesão-tensão explica como o movimento substancial de água pelas plantas pode ocorrer sem o consumo direto de energia metabólica: a energia que impulsiona o movimento de água através das plantas vem do sol, o qual, por aumentar a temperatura tanto da folha como do ar circundante, impele a evaporação da água. Entretanto, o transporte de água através do xilema não é “grátis”. A planta deve elaborar condutos xilemáticos capazes de suportar as enormes tensões necessárias para puxar a água do solo. Além do mais, as plantas devem acumular solutos suficientes em suas células vivas para que elas sejam capazes de permanecer túrgidas mesmo quando os potenciais hídricos diminuem devido à transpiração. A teoria da coesão-tensão tem sido uma matéria controversa há mais de um século e continua a gerar debates Película de água Microfibrilas N de celulose acalorados. A principal controvérsia gira em torno da seguinte questão: as colunas de água no xilema podem sustentar as grandes tensões (pressões negativas) necessárias para puxar a água para cima em árvores altas? Recentemente, o transporte de água através de um dispositivo microfluídico, projetado para funcionar como uma “árvore” artificial, demonstrou o fluxo estável de água líquida a pressões mais baixas (mais negativas) do que —7,0 MPa.

Para detalhes da história da pesquisa sobre o transporte de água no xilema, incluindo as controvérsias em torno da teoria da coesão-tensão, ver Ensaios 4.2 e 4.3 na internet. O transporte de água no xilema em árvores enfrenta desafios físicos As grandes tensões que se desenvolvem no xilema de árvores (ver Ensaio 4.4 na internet) e de outras plantas podem representar desafios físicos significativos. Primeiro, a água sob tensão transmite uma força interna às paredes do xilema. Se as paredes celulares fossem fracas ou maleáveis, elas colapsariam sob essa tensão. Os espessamentos secundários de parede e a lignificação das traqueídes e dos vasos são adaptações que se contrapõem a essa tendência ao colapso. Plantas que experimentam grandes tensões no xilema tendem a ter lenho denso, refletindo o estresse mecânico imposto a ele pela água sob tensão.

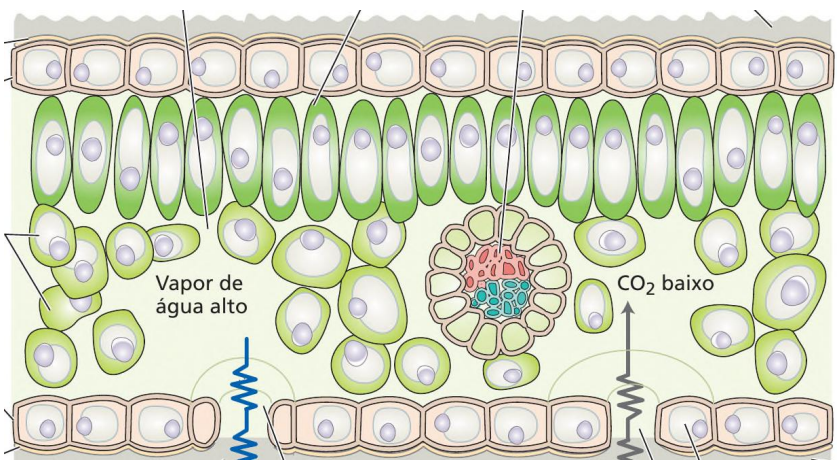
Um segundo desafio é que a água sob essas tensões está em um estado fisicamente metaestável. A água é um Iíquido estável quando sua pressão hidrostática excede sua pressão de saturação de vapor. Quando a pressão hidrostática na água líquida torna-se igual à sua pressão de saturação de vapor, a água passa por uma mudança de fase. A ideia de evaporar a água aumentando sua temperatura (elevando sua pressão de saturação de vapor) nos é familiar. Menos familiar, mas ainda facilmente observado, é o fato de que a água pode ferver à temperatura ambiente se colocada em uma câmara de vácuo (diminuindo a pressão hidrostática na fase líquida pela redução da pressão da atmosfera). Em exemplo anterior, foi estimado que um gradiente de pressão de 2 MPa seria necessário para fornecer água às folhas no topo de uma árvore de 100 m de altura. Admitindo-se que o solo que circunda essa árvore está plenamente hidratado e não possui concentrações significativas de solutos (i.e. ”= 0), a teoria da coesão-tensão prevê que a pressão hidrostática da água no xilema junto ao topo da árvore será de —2 MPa. Esse valor está substancialmente abaixo da pressão de saturação de vapor (pressão absoluta de cerca de 0,002 MPa a 20ºC), suscitando a pergunta sobre o que mantém a coluna de água em seu estado líquido. A água no xilema é descrita como estando em um estado metaestável porque, apesar da existência de um estado de energia termodinamicamente mais baixo (o vapor de água), ela permanece como um líquido. Essa situação ocorre porque (1) a coesão e a adesão da água tornam a barreira de energia livre para a mudança de estado líquido-para-vapor muito alta e (2) a estrutura do xilema minimiza a presença de sítios de nucleação, que diminuem a barreira de energia que separa o líquido da fase de vapor. Os sítios de nucleação mais importantes são bolhas de gás. Quando uma bolha de gás atinge um tamanho suficiente para que a força direcionada para dentro, resultante da tensão superficial, seja menor que a força direcionada para fora devido à pressão negativa na fase líquida, a bolha se expande. Além disso, assim que a bolha começa a se expandir, a força em direção ao centro devido à tensão superficial decresce, porque a interface ar-água fica com menor curvatura. Assim, uma bolha que excede o tamanho crítico de expansão se dilata até preencher todo o conduto. A ausência de bolhas de ar de tamanho suficiente para desestabilizar a coluna de água quando sob tensão se deve, em parte, ao fato de que, nas

raízes, a água precisa atravessar a endoderme para entrar no xilema. A endoderme serve como um filtro, impedindo a entrada de bolhas de gás no xilema. As membranas de pontoação também funcionam como filtros à medida que a água flui de um conduto do xilema para outro. Entretanto, quando são expostas ao ar em um lado, devido a injúria, abscisão foliar ou à existência de um conduto vizinho cheio de ar, as membranas de pontoação podem servir como sítios para entrada de ar. O ar entra quando a diferença de pressão através da membrana de pontoação é suficiente tanto para permitir que ele penetre a matriz microfibrilar de celulose 109 Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas de membranas de pontoação estruturalmente homogêneas (ver Figura 4.6D) como para desalojar o toro de membrana de pontoação de uma conífera (ver Figura 4.60). Esse fenômeno denomina-se semeadura de ar (air seeding). Uma segunda maneira pela qual bolhas podem se formar nos condutos do xilema é o congelamento dos tecidos xilemáticos. Como a água no xilema contém gases dissolvidos e a solubilidade de gases no gelo é muito baixa, o congelamento dos condutos do xilema pode levar à formação de bolhas. O fenômeno de formação de bolhas é denominado cavitação, e à lacuna resultante, preenchida de gás, é referida como uma embolia. Seu efeito é similar ao de uma obstrução do vapor na linha de combustível de um automóvel ou à embolia de um vaso sanguíneo. A cavitação rompe a continuidade da coluna de água e impede o transporte de água sob tensão. Essas rupturas nas colunas de água em plantas são bastante comuns. Quando as plantas são privadas de água, pulsos de som ou cliques podem ser detectados. A formação e a rápida expansão de bolhas de ar no xilema, de tal forma que a pressão na água é repentinamente aumentada por talvez 1 MPa ou mais, resultam em ondas de choque acústico de alta frequência pelo resto da planta. Essas interrupções na continuidade da água do xilema, se não reparadas, seriam desastrosas à planta. Ao bloquearem a rota principal de transporte de água, essas embolias aumentariam a resistência ao fluxo e, por fim, causariam a desidratação e a morte das folhas e de outros órgãos. Curvas de vulnerabilidade (Figura 4.9) fornecem uma maneira de quantificar a suscetibilidade de uma espécie à cavitação e o impacto desta no fluxo pelo xilema. Uma cur —o [o] | tet [6.0] [o] Populus fremontii (choupo) [en] [>] Artemisia tridentata ssp. wyomingensis (artemísia) ES S T Ceanothus 20 crassifolius (hoaryleaf ceanothus) 0 Es my a l l l I l l

—12 —10 —8 —6 —A4 —2 0 Porcentagem de perda na condutância do xilema Pressão de água no xilema (MPa) Figura 4.9 Curvas de vulnerabilidade do xilema representam a perda percentual na condutância hidráulica do xilema caulinar versus a pressão de água no xilema em três espécies de tolerâncias contrastantes à seca. Os dados foram obtidos de ramos excisados submetidos experimentalmente a níveis crescentes de tensão no xilema, utilizando uma técnica de força centrífuga. As setas sobre o eixo superior indicam a pressão mínima no xilema medida no campo para cada espécie. (De Sperry, 2000.)

condutividade hidráulica medida (normalmente como uma porcentagem da máxima) de um ramo, caule ou segmento de raiz aos níveis de tensão de xilema experimentalmente impostos. Devido à cavitação, a condutividade hidráulica do xilema decresce com as tensões crescentes até o fluxo cessar por completo. Contudo, o decréscimo na condutividade hidráulica do xilema ocorre em tensões muito menores em espécies de hábitats úmidos, como a bétula, do que em espécies de regiões mais áridas, como a artemísia. As plantas minimizam as consequências da cavitação do xilema O impacto da cavitação do xilema na planta é minimizado de várias maneiras. Uma vez que os condutos de transporte de água no xilema são interconectados, uma bolha de gás pode, em princípio, expandir-se e preencher toda a rede de condutos. Na prática, as bolhas de gás não se expandem para muito longe, porque, em expansão, elas não podem passar facilmente pelos pequenos poros das membranas de pontoação. Devido à interconexão dos capilares do xilema, uma bolha de gás não consegue parar completamente o fluxo de água. Em vez disso, a água pode desviar do ponto bloqueado, trafegando pelos condutos vizinhos preenchidos com água (ver Figura 4.7). Assim, o comprimento finito dos condutos formados por traqueídes e vasos, apesar de resultar em aumento de resistência ao fluxo de água, também proporciona uma maneira de restringir o impacto da cavitação. As bolhas de gás também podem ser eliminadas do xilema. Conforme foi visto, algumas plantas desenvolvem pressões positivas (pressões de raiz) no xilema. Essas pressões contraem as bolhas e fazem os gases se dissolverem. Estudos recentes sugerem que a cavitação pode ser Câmara subestomática Transporte e Translocação de Água e Solutos reparada mesmo quando a água no xilema se encontra sob tensão. Um mecanismo para esse reparo ainda não é conhecido e permanece como tema de pesquisas em andamento (ver Ensaio 4.5 na internet). Finalmente, muitas plantas têm crescimento secundário, em que um novo xilema se forma a cada ano. A produção de novos condutos de xilema permite às plantas restituírem as perdas na capacidade de transporte de água devida à cavitação. Movimento da água da folha para a atmosfera Em sua trajetória da folha para a atmosfera, a água é puxada do xilema para as paredes celulares do mesofilo, de onde evapora para

os espaços intercelulares (Figura 4.10). O vapor de água sai, então, da folha através da fenda estomática. O movimento da água líquida pelos tecidos vivos da folha é controlado por gradientes no potencial hídrico. Entretanto, o transporte na fase de vapor é por difusão, de modo que a parte final da corrente transpiratória é controlada pelo gradiente de concentração de vapor de água. Figura 4.10 Trajetória da água pela folha. A água é puxada do xilema para as paredes celulares do mesofilo, de onde evapora para os espaços intercelulares dentro da folha. O vapor de água difunde-se, então, pelos espaços intercelulares da folha, através da fenda estomática e da camada limítrofe de ar estacionário situada junto à superfície foliar. O CO, difunde-se na direção oposta, ao longo de seu gradiente de concentração (baixa no interior, mais alta no exterior). ; Camada limítrofe Parênquima dear paliçádico Xilema Epiderme superior Células do mesofilo Vapor de Epiderme “EE «o SEC Resistência do camada limítrofe a Vapor de água E de água baixo Resistência estomática foliar (rs) A ; Camada limítrofe de ar En, Célula-guarda Fenda estomática CO, alto



A cutícula cerosa que cobre a superfície foliar é uma barreira eficaz ao movimento da água. Estima-se que apenas 5% da água perdida pelas folhas saiam através da cutícula. Quase toda a perda de água pelas folhas se dá por difusão de vapor de água pelas diminutas fendas estomáticas. Na maioria das espécies herbáceas, os estômatos estão presentes tanto na face superior como na inferior da epiderme foliar, geralmente sendo mais abundantes na inferior. Em muitas espécies arbóreas, os estômatos estão localizados somente na face inferior. Agora, será examinado o movimento da água líquida através da folha, a força propulsora da transpiração foliar, as principais resistências na rota de difusão da folha para a atmosfera e as características anatômicas da folha que regulam a transpiração. As folhas têm uma grande resistência hidráulica Embora as distâncias que a água deve atravessar dentro das folhas sejam pequenas em relação a toda a rota solo-atmosfera, a contribuição da folha para a resistência hidráulica total é grande. Em média, as folhas constituem 30% da resistência total da fase líquida, e, em algumas plantas, sua contribuição é muito maior. Essa combinação de comprimento curto de percurso e resistência hidráulica grande também ocorre em raízes, refletindo o fato de que, em ambos os órgãos, o transporte de água ocorre através de tecidos vivos altamente resistivos, bem como pelo xilema. A água entra nas folhas e é distribuída através da lâmina foliar nos condutos do xilema. Ela deve sair pelas paredes do xilema e passar por múltiplas camadas de células vivas antes de evaporar. Portanto, a resistência hidráulica foliar reflete o número, a distribuição e o tamanho dos condutos xilemáticos, bem como as propriedades hidráulicas das células do mesofilo. A resistência hidráulica de folhas de arquiteturas de venação diversas varia em cerca de 40 vezes. Uma grande parte dessa variação parece ser devida à densidade das nervuras dentro da folha e à sua distância da superfície evaporativa foliar. Folhas com nervuras muito próximas tendem a ter resistência hidráulica menor e taxas fotossintéticas maiores, sugerindo que a proximidade das nervuras foliares aos sítios de evaporação exerce um impacto significante nas taxas de trocas gasosas foliares. A resistência hidráulica de folhas varia em resposta às condições de crescimento e exposição a baixos potenciais hídricos foliares. Por exemplo, folhas de plantas crescendo em condições de sombreamento exibem maior resistência

ao fluxo de água do que folhas de plantas crescendo sob maior luminosidade. A resistência hidráulica foliar também aumenta, em geral, com a idade foliar. Em escalas de tempo mais curtas, decréscimos no potencial hídrico foliar levam a marcantes incrementos na resistência hidráulica. O aumento na resistência hidráulica foliar pode resultar em decréscimos na permeabilidade da membrana de células do mesofilo, cavitação de condutos xilemáticos de nervuras foliares, ou, em alguns casos, colapso físico de condutos do xilema sob tensão. Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas 111 A força propulsora da transpiração é a diferença na concentração de vapor de água A transpiração foliar depende de dois fatores principais: (1) a diferença na concentração de vapor de água entre os espaços intercelulares das folhas e a massa atmosférica externa (Ac,,) e (2) a resistência à difusão (r) dessa rota. A diferença de concentração de vapor de água é expressa COMO Cyyífolha) — Cwv(a): À concentração de vapor de água do ar (c, var) pode ser facilmente medida, mas a da folha (Covltolha)) é mais difícil de ser determinada. Enquanto o volume dos espaços intercelulares dentro da folha é pequeno, a superfície úmida da qual a água evapora é grande. O volume dos espaços intercelulares é somente 5% do volume total da folha em acículas de pinheiros, 10% em folhas de milho (Zea mays), 30% em cevada e 40% em folhas de tabaco. Em comparação com o volume dos espaços intercelulares, a área de superfície interna da qual a água evapora pode ser de 7 a 30 vezes a área foliar externa. Essa alta razão superfície:volume leva a um rápido equilíbrio de vapor no interior da folha. Assim, pode-se assumir que os espaços intercelulares dentro da folha se aproximam do equilíbrio de potencial hídrico com as superfícies das paredes celulares das quais a água líquida está evaporando. Dentro da faixa de potenciais hídricos experimentados por folhas transpirantes (geralmente maiores do que -2,0 MPa), a concentração de equilíbrio de vapor de água está em torno de 2 pontos percentuais da concentração de saturação de vapor de água. Isso permite que se estime a concentração de vapor de água dentro da folha a partir de sua temperatura, a qual é fácil de medir. Visto que o conteúdo de saturação de vapor de água do ar aumenta exponencialmente com a temperatura, a temperatura foliar tem um impacto marcante nas taxas transpiratórias. (O Tópico 4.4 na internet mostra como se pode calcular a concentração de vapor de água nos espaços de ar da folha e discute outros aspectos das

relações hídricas dentro da folha.) A concentração de vapor de água, cy, muda em vários pontos ao longo da rota de transpiração. Vê-se, na Tabela 4,1, que c,,, decresce em cada etapa da rota que vai da superfície da parede celular até a massa atmosférica fora da folha. Os pontos importantes a serem lembrados são que (1) a força propulsora da perda de água da folha é a diferença na concentração absoluta (diferença em c,,, em mol m”?) e (2) essa diferença é marcadamente influenciada pela temperatura foliar. A perda de água também é regulada por resistências na rota O segundo fator importante a governar a perda de água pelas folhas é a resistência à difusão na rota da transpiração, que consiste em dois componentes variáveis (ver Figura 4.10): 1. A resistência associada à difusão pela fenda estomática, a resistência estomática foliar (r.).

112 Unidade | e 2. A resistência causada pela camada de ar estacionário junto à superfície foliar, por meio da qual o vapor tem de se difundir para alcançar o ar turbulento da atmosfera. Essa segunda resistência, r,, é chamada de resistência da camada limítrofe. Será discutido esse tipo de resistência antes de se considerar a resistência estomática. Transporte e Translocação de Água e Solutos TABELA 4.1 Valores representativos de umidade relativa, concentração absoluta de vapor de água e potencial hídrico para quatro pontos ao longo da rota de perda de água de uma folha Localização Espaços intercelulares (25ºC) Imediatamente dentro da fenda estomática (25ºC) Imediatamente fora da fenda estomática (25ºC) Massa atmosférica (20ºC) Fonte: Adaptada de Nobel, 1999. Vapor de água Umidade Concentração Potencial relativa (mol m?) (MPa)? 0,99 1,27 -1,38 0,97 1,28] —7,04 0,47 0,60 -103,7 0,50 0,50 -93,6 Nota: Ver Figura 4.10. A espessura da camada limítrofe é determinada principalmente pela velocidade do vento e pelo tamanho da folha. Quando o ar que circunda a folha encontra-se muito parado, a camada de ar estacionário junto à superfície foliar pode ser tão espessa que se torna o principal impedimento à perda de vapor de água pela folha. Aumentos nas aberturas estomáticas sob essas condições têm pouco efeito na taxa de transpiração (Figura 4.11), embora o fechamento completo dos estômatos ainda reduza a transpiração. 20ºC e 137,3 MPa a 25ºC. 300 e 250 . Ar em movimento 200 150 100 50 E . a “ Fluxo limitado pela resistência da camada limítrofe Fluxo transpiratório (mg vapor de água m-2 superfície foliar s-1) I I I] 0 5 10 15 20 Abertura estomática (um) Figura 4.11 Dependência do fluxo de transpiração em relação à abertura estomática da zebrina (Zebrina pendula), sob ar parado e sob ar em movimento. A camada limítrofe é mais espessa e mais limitante em ar parado do que em ar em movimento. Como consequência, a abertura estomática tem menos controle sobre a transpiração no ar parado. (De Bange, 1953.) ?Calculado usando a Equação 4.5.2 em Tópico 4.4 na internet, com valores para RT/V,, de 135 MPa a Quando a velocidade do vento é alta, o ar em movimento reduz a espessura da camada limítrofe na superfície da folha, diminuindo a resistência dessa camada. Sob essas condições, a resistência estomática controlará em grande parte a perda de água da folha. Vários aspectos anatômicos e morfológicos da folha podem influenciar a espessura da camada limítrofe. Os tricomas nas

superfícies foliares podem servir como quebra-ventos microscópicos. Algumas plantas têm estômatos em cavidade, o que proporciona um abrigo externo à fenda estomática. O tamanho e a forma das folhas e sua orientação em relação à direção do vento também influenciam a maneira como ele sopra ao longo da superfície foliar. A maioria desses fatores, entretanto, não pode ser alterada de uma hora para outra ou mesmo de um dia para outro. Para uma regulação de curto prazo da transpiração, o controle das aberturas estomáticas pelas células-guarda desempenha um papel crucial no controle da transpiração foliar. Algumas espécies são capazes de mudar a orientação de suas folhas e, desse modo, influenciar suas taxas transpiratórias. Por exemplo, quando as plantas orientam suas folhas paralelamente aos raios solares, a temperatura foliar é reduzida e, com isso, a força impulsora da transpiração, Ac,y Muitas folhas de gramíneas enrolam-se quando experimentam déficits hídricos, aumentando, dessa maneira, sua resistência da camada limítrofe. Mesmo a murcha pode ajudar a melhorar as altas taxas transpiratórias pela redução da quantidade de radiação interceptada, resultando em temperaturas foliares mais baixas e um decréscimo em Ac O controle estomático liga a transpiração foliar à fotossíntese foliar Como a cutícula que recobre a folha é quase impermeável à água, a maior parte da transpiração foliar resulta da difusão de vapor de água através da fenda estomática (ver Figura 4.10). As fendas estomáticas microscópicas proporcionam uma rota de baixa resistência para o movimento de difusão de gases através da epiderme e da cutícula. As

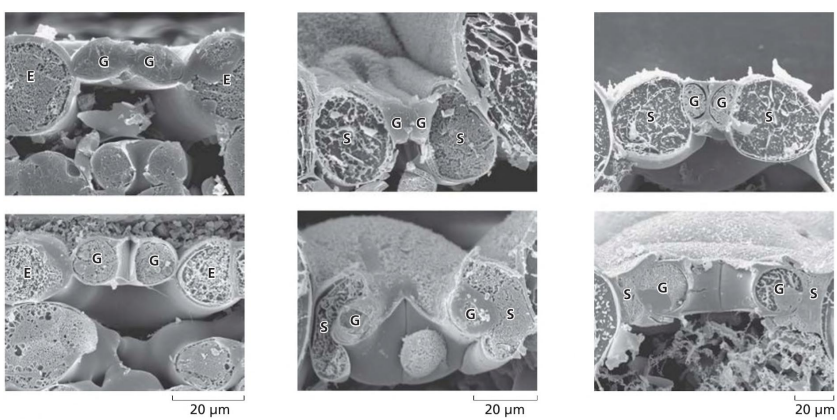
Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas 113 Fenda estomática Célula-guarda Célula subsidiária Célula epidérmica Figura 4.12 Estômato. (A) Micrografias ao microscópio eletrônico de varredura da epiderme de cebola. O painel à esquerda mostra a superfície externa da folha, com uma fenda estomática inserida na cutícula. O painel à direita apresenta um par de células-guarda voltadas para a cavidade estomática, em direção ao interior da folha. mudanças na resistência estomática são importantes para a regulação da perda de água pela planta e para o controle da taxa de absorção de dióxido de carbono, necessária à fixação continuada de CO, durante a fotossíntese. Quando a água é abundante, a solução funcional para a necessidade de limitar a perda de água pela folha durante a absorção de CO, é a regulação temporal das aberturas estomáticas — abertas durante o dia, fechadas durante a noite. À noite, quando não há fotossíntese e, assim, não há qualquer demanda por CO, dentro da folha, as aberturas estomáticas mantêm-se pequenas ou fechadas, impedindo perda desnecessária de água. Em uma manhã ensolarada, quando o suprimento de água é abundante e a radiação solar incidente nas folhas favorece a alta atividade fotossintética, a demanda por CO, dentro da folha é grande, e as fendas estomáticas abrem-se amplamente, diminuindo a resistência estomática à difusão do CO». A perda de água por transpiração é substancial nessas condições, mas, uma vez que o suprimento hídrico é abundante, é vantajoso para a planta trocar a água por produtos da fotossíntese, essenciais para o crescimento e a reprodução. Por outro lado, quando a água do solo é menos abundante, os estômatos abrirão menos ou até mesmo permanecerão fechados em uma manhã ensolarada. Mantendo seus estômatos fechados sob condições de seca, a planta evita a desidratação. A folha não pode controlar ca OU r, Todavia, ela pode regular sua resistência estomática (r,) (C) Célula-guarda Célula subsidiária Célula epidérmica (1640x) (B) Estômato de milho (Zea mays), mostrando as células-guarda em forma de halteres, típicas de gramíneas. (C) A maioria das outras plantas tem células-guarda reniformes, como visto neste estômato aberto de Tradescantia zebrina. (A de Zeiger e Hepler, 1976 [esquerdal, e E. Zeiger e N. Burnstein [direita].) pela abertura e pelo fechamento da fenda estomática. Esse controle biológico é exercido por um par de células epidérmicas especializadas, as células-guarda, que circundam a

fenda estomática (Figura 4.12). As paredes celulares das células-guarda têm características especializadas Células-guarda são encontradas em folhas de todas as plantas vasculares e estão presentes também em algumas plantas avasculares, como antóceros e musgos. As células-guarda mostram considerável diversidade morfológica, mas se podem distinguir dois tipos principais: um é típico de gramíneas, enquanto o outro é encontrado na maioria das outras plantas floríferas, bem como em musgos, fetos e gimnospermas. Em gramíneas (ver Figura 4.12B), as células-guarda têm uma forma característica de halteres, com extremidades bulbosas. A fenda propriamente dita é uma longa abertura localizada entre as duas "alças" dos halteres. Essas células-guarda são sempre ladeadas por um par de células epidérmicas distintas denominadas células subsidiárias, que auxiliam as células-guarda a controlar a fenda estomática. As células-guarda, as células subsidiárias e a fenda constituem o chamado complexo estomático. Na maioria das outras plantas, as células-guarda têm um contorno elíptico (frequentemente chamado de "reniforme") com a fenda em seu centro (ver Figura 4.120).

114 Unidade | e Embora sejam comuns em espécies com estômatos reniformes, as células subsidiárias podem estar ausentes; nesse caso, as células-guarda são circundadas por células epidérmicas comuns. (A) Ef de Citosol e o N a: vacúolo O 2 Fenda*. Parede celular da célula-guarda fortemente espessada Células subsidiárias Células-guarda Microfibrilas de celulose dispostas radialmente (C) Células epidérmicas Vacúolo Células epidérmicas Transporte e Translocação de Água e Solutos Uma característica peculiar de células-guarda é a estrutura especializada de suas paredes. Porções dessas paredes são substancialmente espessadas (Figura 4.13) e podem ter espessura superior a 5 ym, em comparação com a espessura Atmosfera CEDOCELa Interior da folha ATMOSFERA Fenda Microfibrilas de celulose dispostas radialmente Fenda Célula subsidiária J Células-guarda Y Complexo estomático Figura 4.13 Estrutura da parede da célula-guarda. (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de um estômato de uma gramínea (Phleum pratense). As extremidades bulbosas de cada célula-guarda mostram seus conteúdos citosólicos e são unidas por paredes fortemente espessadas. A fenda estomática separa as duas porções medianas das células-guarda. (2560x) (B) Micrografia ao microscópio eletrônico exibindo um par de células-guarda de tabaco (Nicotiana tabacum). O corte é perpendicular à superfície principal da folha. A câmara sobre a fenda estomática está Células-guarda voltada para a atmosfera, e a câmara subestomástica situa-se no interior da folha. Observe o padrão de espessamento desigual das paredes, o que determina a deformação assimétrica das células-guarda quando seu volume aumenta durante a abertura estomática. (C) Alinhamento radial das microfibrilas de celulose em células-guarda e células epidérmicas de um estômato do tipo gramínea (esquerda) e um estômato reniforme (direita). (A de Palevitz, 1981, cortesia de B. Palevitz; B de Sack, 1987, cortesia de F. Sack; C de Meidner e Mansfield, 1968.) *N. de R'T. No original, há referência apenas ao poro (pore), para mencionar a abertura do estômato em contato com a atmosfera. No entanto, cabe destacar que, anatomicamente, existe uma distinção entre poro e fenda estomática (ostíolo). O poro é a abertura externa, abaixo do qual encontra-se um espaço (câmara) denominado átrio. Mais para o interior localiza-se a fenda estomática, onde se processa o controle do intercâmbio gasoso e da transpiração.

(A) Nephrolepsis exaltata (B) Triticum aestivum 20 um Figura 4.14 Corte transversal de estômatos amostrados por congelamento rápido de folhas intactas de (A) Nephrolepsis exaltata, um feto, (B) Triticum aestivum, uma gramínea, e (C) Tradescantia virginiana, uma angiosperma não gramínea. Estômatos fechados (figuras sude 1a 2 ym típica de células epidérmicas. Em células-guarda reniformes, um padrão de espessamento diferencial resulta em paredes internas e externas (laterais*) muito espessas, uma parede dorsal fina (a parede em contato com células epidérmicas) e uma ventral (fenda) um tanto quanto espessada. As porções da parede que estão voltadas para a atmosfera muitas vezes se estendem em proeminências bem desenvolvidas, que formam uma câmara frontal sobre a fenda. O alinhamento das microfibrilas de celulose, que reforçam todas as paredes celulares vegetais e que são um importante determinante da forma da célula (ver Capítulo 14), desempenha um papel essencial na abertura e no fechamento da fenda estomática. Em células comuns, de formato cilíndrico, as microfibrilas de celulose estão orientadas transversalmente em relação ao eixo longitudional da célula. Como consequência, a célula expande-se na direção de seu eixo longitudional, pois o reforço de celulose oferece menor resistência a ângulos retos em relação à sua orientação. Nas células-guarda, a organização de microfibrilas é diferente. Células-guarda reniformes têm microfibrilas de celulose projetadas radialmente a partir da fenda (ver Figura 4.13C). Como resultado, a parede interna (voltada para a fenda) é muito mais espessa do que a parede externa. Assim, quando uma célula-guarda aumenta em volume, a parede externa expande-se mais do que a parede interna. Isso leva as células-guarda a curvarem-se, e a fenda a abrir-se. Em gramíneas, as células-guarda em for*N. de T. Anticlinais. Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas 115 (C) Tradescantia virginiana 20 um periores) são de folhas amostradas à noite; estômatos abertos (figuras inferiores) são de folhas expostas à luz solar intensa com umidade muito alta por várias horas. G, célula-guarda; S, célula subsidiária; E, célula epidérmica. (De Franks e Farquhar, 2007.) ma de halteres funcionam como barras com extremidades infláveis. A orientação das microfibrilas de celulose é tal que, quando as extremidades bulbosas das células aumentam em volume, as barras são separadas uma da outra e a fenda entre elas se alarga (ver Figura 4.130). Um

aumento na pressão de turgor das células-guarda abre o estômato
As células-guarda funcionam como válvulas hidráulicas multissensoriais. Fatores ambientais, como intensidade e qualidade de luz, temperatura, status hídrico foliar e concentração intracelular de CO,, são percebidos pelas células-guarda, e esses sinais são integrados em respostas estomáticas bem definidas. Se folhas mantidas no escuro são iluminadas, o estímulo luminoso é percebido pelas células-guarda como um sinal de abertura, desencadeando uma série de respostas que resultam na abertura da fenda estomática. Os aspectos iniciais desse processo são a absorção iônica e outras mudanças metabólicas nas células-guarda, que serão discutidas em detalhe no Capítulo 24. Aqui, serão observados os efeitos do decréscimo no potencial osmótico (V), resultante da absorção iônica e da biossíntese de moléculas orgânicas nas células-guarda. As relações hídricas nas células-guarda seguem as mesmas regras válidas para outras células. À medida que o 'Y, decresce, o potencial hídrico diminui, e, consequentemente, a água se move para dentro das células-guarda. À medida que a água entra na célula, a pressão de turgor aumenta e o estômato se abre (Figura 4.14).



 Em algumas plantas — por exemplo, fetos —, a abertura e o fechamento estomático envolvem mudanças no volume e pressão de turgor apenas das células-guarda (ver Figura 4.144). Quando as folhas estão bem hidratadas e, portanto, o Y foliar é alto, a pressão de turgor das células-guarda é alta e o estômato se abre. De modo oposto, quando a disponibilidade de água decresce e o Y foliar cai, a pressão de turgor das células-guarda também diminui e o estômato se fecha, conservando a água. Em angiospermas, a abertura e o fechamento estomático envolvem mudanças no volume e pressão de turgor tanto das células-guarda como das células subsidiárias (ou epidérmicas adjacentes) (ver Figuras 4.14B e C). Ao mesmo tempo em que a absorção de solutos pelas células-guarda provoca nelas o aumento no volume e na pressão de turgor, as células subsidiárias (ou epidérmicas adjacentes) liberam solutos no apoplasto. A transferência de solutos para fora das células subsidiárias e para dentro das células-guarda leva as primeiras a diminuir a pressão de turgor e o tamanho, facilitando a expansão das células-guarda na direção oposta à fenda estomática. De modo inverso, a transferência de solutos das células-guarda para as células subsidiárias aumenta o tamanho e a pressão de turgor dessas últimas, empurrando, assim, as células-guarda e causando o fechamento do estômato. As células subsidiárias parecem desempenhar um importante papel ao permitir aos estômatos de angiospermas abrirem rapidamente e alcançarem grandes aberturas. Uma consequência dessas interações é que decréscimos no potencial hídrico foliar não estão ligados passivamente ao fechamento estomático. As células subsidiárias devem aumentar em volume e pressão de turgor para o estômato se fechar. No Capítulo 24, será visto como sinais químicos desempenham um importante papel no controle da abertura estomática durante a seca. A razão de transpiração mede a relação entre perda de água e ganho de carbono A eficiência das plantas em moderar a perda de água, ao mesmo tempo em que permitem absorção suficiente de CO, para a fotossíntese, pode ser estimada por um parâmetro denominado razão de transpiração. Esse valor é definido como a quantidade de água transpirada pela planta dividida pela quantidade de dióxido de carbono assimilado pela fotossíntese. Para plantas em que o primeiro produto estável da fixação de carbono é um composto de três carbonos (plantas C,; ver

Capítulo 8), cerca de 400 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO, fixada pela fotossíntese, dando uma razão de transpiração de 400. (Algumas vezes, a recíproca da razão de transpiração, chamada de eficiência no uso da água, é citada. Plantas com uma razão de transpiração de 400 têm uma eficiência no uso da água de 1/400, ou 0,0025.) Transporte e Translocação de Água e Solutos A grande razão entre efluxo de H,O e influxo de CO, resulta de três fatores: 1. O gradiente de concentração que aciona a perda de água é cerca de 50 vezes maior que aquele que aciona o influxo de CO,. Em grande parte, essa diferença decorre da baixa concentração de CO, no ar (cerca de 0,04%) e da concentração relativamente alta de vapor de água dentro da folha. 2. OCO, difunde-se na proporção de 1,6 vez mais lentamente pelo ar que a água (a molécula de CO, é maior que a de H,O e tem um menor coeficiente de difusão). 3. O CO, precisa atravessar a membrana plasmática, o citoplasma e o envoltório do cloroplasto antes de ser assimilado no cloroplasto. Essas membranas aumentam a resistência da rota de difusão do CO». Algumas plantas utilizam variações da rota fotossintética habitual para a fixação do dióxido de carbono que reduzem substancialmente suas razões de transpiração. As plantas nas quais um composto de quatro carbonos é o primeiro produto estável da fotossíntese (plantas C,; ver Capítulo 8) em geral transpiram menos água por molécula de CO, fixado do que as plantas C,; uma razão de transpiração típica para plantas C, é de cerca de 150. Isso acontece em grande parte porque a fotossíntese C, resulta em uma menor concentração de CO, no espaço intercelular de aeração (ver Capítulo 8). Assim, cria-se uma força propulsora maior para a absorção de CO,, permitindo que essas plantas funcionem com aberturas estomáticas menores e, desse modo, menores taxas transpiratórias. As plantas adaptadas ao deserto e com fotossíntese do tipo metabolismo ácido das crassuláceas (CAM, de crassulacean acid metabolism), nas quais o CO, é inicialmente fixado em ácidos orgânicos de quatro carbonos à noite, têm razões de transpiração ainda menores; valores de cerca de 50 não são incomuns. Isso é possível porque seus estômatos têm um ritmo diurno invertido, abrindo à noite e fechando durante o dia. A transpiração é muito menor à noite, uma vez que a temperatura foliar amena dá origem apenas a um Ac, muito pequeno. Visão geral: o continuum solo-planta-atmosfera Foi visto que o movimento de água do solo para a atmosfera através da

planta envolve diferentes mecanismos de transporte: * No solo e no xilema, água líquida move-se por fluxo de massa em resposta a um gradiente de pressão (AP). e Quando a água transportada no estado líquido atravessa membranas, a força propulsora é a diferença de potencial hídrico através da membrana. Esse fluxo osmótico ocorre quando as células absorvem a água e quando as raízes a transportam do solo ao xilema.

* Na fase de vapor, a água move-se principalmente por difusão, pelo menos até atingir o ar externo, onde a convecção (uma forma de fluxo de massa) torna-se dominante. No entanto, o elemento-chave no transporte de água do solo às folhas é a geração de pressões negativas dentro do xilema, devido às forças capilares nas paredes celulares das folhas transpirantes. Na outra extremidade da planta, a água do solo também é retida por forças capilares. Isso resulta em um "cabo de guerra" em uma coluna de água, por forças capilares atuando nas duas extremidades. À medida que a folha perde água por transpiração, a água Capítulo 4 e Balanço Hídrico das Plantas 117 sobe pela planta saindo do solo, impulsionada por forças físicas, sem o envolvimento de qualquer bomba metabólica. A energia para o movimento da água é, em última instância, fornecida pelo sol. Esse mecanismo simples contribui para tremenda eficiência energética — o que é crucial quando cerca de 400 moléculas de água estão sendo transportadas para cada molécula de CO, sendo absorvida em troca. Os elementos cruciais que permitem o funcionamento desse mecanismo de transporte são a baixa resistividade da rota de fluxo no xilema, a qual é protegida contra a cavitação, e uma grande área de superfície do sistema de raízes para extrair água do solo. RESUMO Há um conflito inerente entre a necessidade de uma planta de absorver CO, e sua necessidade de conservar água, resultante da perda de água e entrada de CO, pelas mesmas fendas. Para lidar com esse conflito, as plantas desenvolveram adaptações para controlar a perda de água pelas folhas e para repor a água perdida. A água no solo e O conteúdo e a taxa de movimento da água dependem do tipo e da estrutura do solo; essas características influenciam o gradiente de pressão no solo e sua condutividade hidráulica. e Nosolo, a água pode ocorrer como uma película superficial sobre as suas partículas ou pode preencher parcial ou completamente os espaços entre as partículas. e Potencial osmótico, potencial de pressão e potencial gravitacional influenciam o movimento da água do solo através da planta para a atmosfera (Figura 4.1). e O contato íntimo entre os pelos das raízes e as partículas do solo aumenta consideravelmente a área de superfície para a absorção de água (Figura 4.2). Absorção de água pelas raízes e A absorção de água é confinada principalmente às regiões próximas aos ápices das raízes (Figura 4.3). Na raiz, a água pode se mover via rotas apoplástica,

simplástica ou transmembrana (Figura 4.4). O movimento de água através do apoplasto é obstruído pelas estrias de Caspary na endoderme, que forçam a água a se mover via rota simplástica antes de entrar no xilema (Figura 4.4). Quando a transpiração é baixa ou inexiste, o transporte contínuo de solutos para dentro do fluido xilemático leva a um decréscimo no e no !Z Isso proporciona a força para a absorção de água e um '", positivo, o qual produz uma pressão hidrostática positiva no xilema (Figura 4.5). Transporte de água pelo xilema e Os condutos do xilema, que podem ser tanto traqueídes (unicelulares) quanto vasos (multicelulares), proporcionam uma rota de baixa resistência para o transporte de água (Figura 4.6). e Traqueídes fusiformes alongadas e elementos de vaso enfileirados têm pontoações nas paredes laterais (Figura 4.7). e O fluxo de massa impelido pela pressão move a água a longas distâncias pelo xilema. * A ascensão de água pelas plantas resulta da redução no potencial hídrico nos sítios de evaporação dentro das folhas (Figura 4.8). * A cavitação rompe a continuidade da coluna de água e impede o transporte de água sob tensão (Figura 4.9). Movimento da água da folha para a atmosfera e A água é puxada a partir do xilema para as paredes celulares do mesofilo antes de evaporar para dentro dos espaços intercelulares foliares (Figura 4.10). e A resistência hidráulica das folhas é grande e varia em resposta às condições de crescimento e exposição a baixos potenciais hídricos foliares. e A transpiração depende da diferença na concentração de vapor de água entre os espaços foliares e o ar externo e da resistência à difusão dessa rota, a qual consiste da resistência dos estômatos e da resistência da camada limítrofe (Figura 4.11). e A abertura e o fechamento da fenda estomática são realizados e controlados pelas células-guarda (Figuras 4.12-4.14). e A eficácia das plantas em limitar a perda de água enquanto permitem a absorção de CO, é dada pela razão de transpiração. Visão geral: o continuum solo-planta-atmosfera e Forças físicas, sem o envolvimento de qualquer bomba metabólica, regulam o movimento da água a partir do solo, para a planta e para a atmosfera, sendo o sol a fonte fundamental de energia.

RESUMO

Há um conflito inerente entre a necessidade de uma planta de absorver CO_2 e sua necessidade de conservar água, resultante da perda de água e entrada de CO_2 pelas mesmas fendas. Para lidar com esse conflito, as plantas desenvolveram adaptações para controlar a perda de água pelas folhas e para repor a água perdida.

A água no solo

- O conteúdo e a taxa de movimento da água dependem do tipo e da estrutura do solo; essas características influenciam o gradiente de pressão no solo e sua condutividade hidráulica.
- No solo, a água pode ocorrer como uma película superficial sobre as suas partículas ou pode preencher parcial ou completamente os espaços entre as partículas.
- Potencial osmótico, potencial de pressão e potencial gravitacional influenciam o movimento da água do solo através da planta para a atmosfera (**Figura 4.1**).
- O contato íntimo entre os pelos das raízes e as partículas do solo aumenta consideravelmente a área de superfície para a absorção de água (**Figura 4.2**).

Absorção de água pelas raízes

- A absorção de água é confinada principalmente às regiões próximas aos ápices das raízes (**Figura 4.3**).
- Na raiz, a água pode se mover via rotas apoplástica, simplástica ou transmembrana (**Figura 4.4**).
- O movimento de água através do apoplasto é obstruído pelas estrias de Caspary na endoderme, que forçam a água a se mover via rota simplástica antes de entrar no xilema (**Figura 4.4**).
- Quando a transpiração é baixa ou inexiste, o transporte contínuo de solutos para dentro do fluido xilemático leva a um decréscimo no Ψ_s e no Ψ. Isso proporciona a força para a absorção de água e um Ψ_p positivo, o qual produz uma pressão hidrostática positiva no xilema (**Figura 4.5**).

Transporte de água pelo xilema

- Os condutos do xilema, que podem ser tanto traqueídes (unicelulares) quanto vasos (multicelulares), proporcionam uma rota de baixa resistência para o transporte de água (**Figura 4.6**).
- Traqueídes fusiformes alongadas e elementos de vaso enfileirados têm pontoações nas paredes laterais (**Figura 4.7**).
- O fluxo de massa impelido pela pressão move a água a longas distâncias pelo xilema.
- A ascensão de água pelas plantas resulta da redução no potencial hídrico nos sítios de evaporação dentro das folhas (**Figura 4.8**).
- A cavitação rompe a continuidade da coluna de água e impede o transporte de água sob tensão (**Figura 4.9**).

Movimento da água da folha para a atmosfera

- A água é puxada a partir do xilema para as paredes celulares do mesofilo antes de evaporar para dentro dos espaços intercelulares foliares (**Figura 4.10**).
- A resistência hidráulica das folhas é grande e varia em resposta às condições de crescimento e exposição a baixos potenciais hídricos foliares.
- A transpiração depende da diferença na concentração de vapor de água entre os espaços foliares e o ar externo e da resistência à difusão dessa rota, a qual consiste da resistência dos estômatos e da resistência da camada limítrofe (**Figura 4.11**).
- A abertura e o fechamento da fenda estomática são realizados e controlados pelas células-guarda (**Figuras 4.12-4.14**).
- A eficácia das plantas em limitar a perda de água enquanto permitem a absorção de CO_2 é dada pela razão de transpiração.

Visão geral: o *continuum* solo-planta-atmosfera

- Forças físicas, sem o envolvimento de qualquer bomba metabólica, regulam o movimento da água a partir do solo, para a planta e para a atmosfera, sendo o sol a fonte fundamental de energia.

 MATERIAL DA INTERNET * Tópico 4.1 Irrigação A irrigação tem um impacto drástico sobre a produtividade de culturas e a salinidade do solo. * Tópico 4.2 Propriedades físicas dos solos A distribuição de tamanho das partículas do solo influencia sua capacidade de manter e conduzir água. Tópico 4.3 Calculando velocidades de movimento da água no xilema e em células vivas A água flui mais facilmente ao longo do xilema do que através das células vivas. Tópico 4.4 Transpiração foliar e gradientes de vapor de água Transpiração foliar e condutância estomática afetam as concentrações de vapor de água na folha e no ar. Ensaio 4.1 Transpiração e paredes celulares Uma hipótese alternativa de como a desidratação parcial resulta em um decréscimo no potencial hídrico das paredes celulares. e Ensaio 4.2 Um breve histórico do estudo do movimento de água no xilema A história da compreensão que temos sobre a ascensão da seiva em plantas, em especial em árvores, é um belo exemplo de como o conhecimento sobre as plantas é adquirido. Ensaio 4.3 A teoria da coesão-tensão em funcionamento A teoria da coesão-tensão tem resistido a numerosas contestações. Ensaio 4.4 Como a água sobe até o topo de uma árvore de 112 m de altura Medições de fotossíntese e transpiração em árvores de 112 m de altura mostram que algumas das condições às quais a folhagem do topo é submetida são comparáveis aquelas de desertos extremos. Ensaio 4.5 Cavitação e reenchimento Um possível mecanismo de reparo da cavitação está sob ativa investigação. Leituras sugeridas Bramley, H, Turner, N. €., Turner, D. W, and Tyerman, S. D. (2009) Roles of morphology, anatomy and aquaporins in determining contrasting hydraulic behavior of roots. Plant Physiol. 150: 348-364. Brodribb, T. J., and McAdam, S. A.M. (2011) Passive origins of stomatal control in vascular plants. Science 331: 582-585. Dainty, J. (1976) Water relations of plant cells. In Transport in Plants, Vol. 2, Part A: Cells (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 2), U. Luttge and M. Pitman, eds., Springer, Berlin, pp. 12-35. Franks, P.J., and Farquhar, G. D. (2007) The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. Plant Physiol. 143: 78-87. Hacke, U. G, Sperry, J. S. Pockman, W. T. Davis, S. D, and McCulloh, K. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia 126: 457-461.

Milburn, J. A. (1979) Water Flow in Plants. Longman, London. Nobel, P. S. (1991) Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, San Diego. Pittermann, J. Sperry, J. S., Hacke, U. G., Wheeler, J. K. and Sikkema, E. H. (2005) Torus-margo pits help conifers compete with angiosperms. Science 310: 1924. Smith, J. A.C, and Griffiths, H. (1993) Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community. BIOS Scientific, Oxford. Steudle, E. and Frensch, J. (1996) Water transport in plants: Role of the apoplast. Plant Soil 187: 67-79. Tyree, M. T, and Jarvis, P. G. (1982) Water in tissues and cells. In Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12B), O. L. Lange, P. S. Nobel, C€. B. Osmond, and H. Ziegler, eds., Springer, Berlin, pp. 35-77. Weatherly, P. E. (1982) Water uptake and flow in roots. In Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12B), O. L. Lange, P. S. Nobel, €. B. Osmond, and H. Ziegler, eds., Springer, Berlin, pp. 79-109. Zeiger, E. (1983) The biology of stomatal guard cells. Annu. Rev. Plant Physiol. 34: 441-475. Zeiger, E., Farquhar, G, and Cowan, I, eds. (1987) Stomatal Function. Stanford University Press, Stanford, CA. Ziegler, H. (1987) The evolution of stomata. In Stomatal Function, E. Zeiger, G. Farquhar, and I. Cowan, eds, Stanford University Press, Stanford, CA, pp. 29-57. Zwieniecki, M. A., Thompson, M. V. and Holbrook, N. M. (2002) Understanding the hydraulics of porous pipes: Tradeoffs between water uptake and root length utilization. J. Plant Growth Regul. 21: 315-3283.

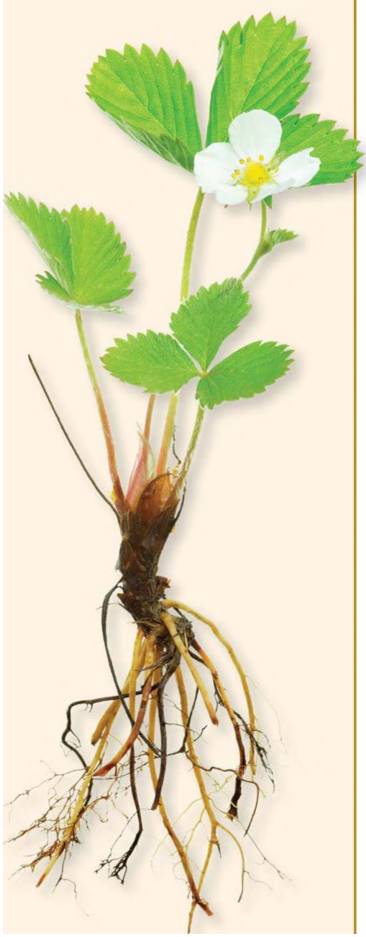
MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 4.1 Irrigação** A irrigação tem um impacto drástico sobre a produtividade de culturas e a salinidade do solo.
- **Tópico 4.2 Propriedades físicas dos solos** A distribuição de tamanho das partículas do solo influencia sua capacidade de manter e conduzir água.
- **Tópico 4.3 Calculando velocidades de movimento da água no xilema e em células vivas** A água flui mais facilmente ao longo do xilema do que através das células vivas.
- **Tópico 4.4 Transpiração foliar e gradientes de vapor de água** Transpiração foliar e condutância estomática afetam as concentrações de vapor de água na folha e no ar.
- **Ensaio 4.1 Transpiração e paredes celulares** Uma hipótese alternativa de como a desidratação parcial resulta em um decréscimo no potencial hídrico das paredes celulares.
- **Ensaio 4.2 Um breve histórico do estudo do movimento de água no xilema** A história da compreensão que temos sobre a ascensão da seiva em plantas, em especial em árvores, é um belo exemplo de como o conhecimento sobre as plantas é adquirido.
- **Ensaio 4.3 A teoria da coesão-tensão em funcionamento** A teoria da coesão-tensão tem resistido a numerosas contestações.
- **Ensaio 4.4 Como a água sobe até o topo de uma árvore de 112 m de altura** Medições de fotossíntese e transpiração em árvores de 112 m de altura mostram que algumas das condições às quais a folhagem do topo é submetida são comparáveis àquelas de desertos extremos.
- **Ensaio 4.5 Cavitação e reenchimento** Um possível mecanismo de reparo da cavitação está sob ativa investigação.

Nutrição Mineral utrientes minerais são elementos, como nitrogênio, fósforo e potássio, que as plantas obtêm do solo principalmente na forma de íons inorgânicos. Embora os nutrientes percorram um ciclo contínuo por todos os organismos, eles entram na biosfera predominantemente pelos sistemas de raízes das plantas; assim, as plantas, de certo modo, agem como “mineradoras” da crosta terrestre. A grande área de superfície das raízes e sua capacidade em absorver íons inorgânicos da solução do solo, em baixas concentrações, aumentam a eficácia da obtenção mineral pelas plantas. Após serem absorvidos pelas raízes, os elementos minerais são translocados para as diferentes partes da planta, onde servem em numerosas funções biológicas. Outros organismos, como fungos micorrízicos e bactérias fixadoras de nitrogênio, frequentemente participam com as raízes na obtenção de nutrientes minerais. O estudo sobre como as plantas obtêm e utilizam os nutrientes minerais se denomina nutrição mineral. Essa área de pesquisa é fundamental para aprimorar as modernas práticas agrícolas e a proteção ambiental, bem como para compreender as interações ecológicas das plantas em ecossistemas naturais. Produtividades agrícolas altas dependem da fertilização com nutrientes minerais. De fato, a produtividade da maioria das culturas vegetais aumenta linearmente com a quantidade de fertilizantes que elas absorvem. Para atender à crescente demanda por alimento, o consumo anual mundial dos principais elementos minerais usados em fertilizantes — nitrogênio, fósforo e potássio — aumentou gradualmente de 30 milhões de toneladas métricas* em 1960 para 143 milhões de toneladas métricas em 1990. Durante uma década, o consumo permaneceu relativamente constante, uma vez que os fertilizantes foram usados de maneira mais criteriosa em uma tentativa de equilibrar os custos crescentes. Entretanto, durante os últimos anos, o consumo anual aumentou para 180 milhões de toneladas (Figura 5.1). Mais da metade da energia usada na agricultura é consumida na produção, na distribuição e na aplicação de fertilizantes nitrogenados. Além disso, a produção de fertilizantes fosfatados depende de recursos não renováveis que provavelmente atingirão o pico de produção durante este século. As culturas vegetais, entretanto, em geral usam menos da metade dos *N. de T. A tonelada, unidade de medida de massa cujo símbolo é t e equivalente a 10? kg, não pertence ao Sistema Internacional de

Unidades (Sl), porém é aceita para uso com as unidades do Sl. Em países de língua inglesa, essa unidade costuma ser denominada tonelada métrica (http:/Avww.bipm.org/en/si/si brochure/ chapter4/table6.html).

5



120 Unidade | 300 - 30 200 20 100 Uso mundial de fertilizantes (milhões t ano!) I I 0 1990 2000 2010 Ano 0 I 1960 1970 1980 (SsJe|oP 2p SS0U|I9) sajuezi|oL ap sieipunu sojsn5 fertilizantes aplicados aos solos em volta delas. Os minerais restantes podem lixiviar para as águas superficiais ou subterrâneas, associar-se a partículas do solo ou contribuir para a poluição atmosférica ou a mudança climática. Em consequência da lixiviação de fertilizantes, muitos poços de água nos Estados Unidos excedem atualmente os padrões federais de concentrações para nitrato (NO,) em água potável; o mesmo problema ocorre em muitas áreas agriculturáveis no resto do mundo. O aumento na disponibilidade de nitrogênio por meio de nitrato (NO,) e amônio (NH, liTABELA 5.1 requeridos pela maioria das plantas e Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 5.1 Consumo mundial de fertilizantes e custos ao longo das cinco últimas décadas. (De http:// faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/R/*/E.) das plantas. Os Capítulos 6 e 13 abordam aspectos adicionais do transporte de solutos e da assimilação de nutrientes, respectivamente. Nutrientes essenciais, deficiências e distúrbios vegetais Apenas certos elementos foram determinados como essenciais para o crescimento vegetal. Um elemento essencial é definido como aquele que é um componente intrínseco na estrutura ou no metabolismo de uma planta ou cuja ausência causa anormalidades severas no crescimento, no desenvolvimento ou na reprodução vegetais ou pode impedir uma planta de completar seu ciclo de vida. Se as plantas recebem esses elementos, assim como água e energia solar, elas podem sintetizar todos os compostos de que necessitam para Níveis nos tecidos de elementos essenciais Concentração Número relativo de Símbolo namatériaseca átomos em relação Elemento químico (% ou ppm)? ao molibdênio Obtido da água ou do dióxido de carbono ed bi idades Hidrogênio H 6 60.000.000 erados para o ambiente por atividades huma- ASAS é JE and nas e depositados no solo pela chuva, um pro- sa : ana Ea Oxigênio (0) 45 30.000.000 cesso conhecido como deposição atmosférica de é nitrogênio, está alterando ecossistemas em todo Obtido do solo o mundo. Macronutrientes Sob um enfoque mais inteligente, as plan- Nitrogênio N 15 1.000.000 tas são os meios tradicionais de reciclagem de Potássio K 1,0 250.000 resíduos animais e estão provando serem úteis Cálcio Ca 0,5 125.000 para a

remoção de materiais nocivos, incluindo Magnésio Mg 0,2 80.000
metais pesados, de aterros de resíduos tóxicos. Rósiaro p 0,2 60.000
Devido à natureza complexa das relações planta- Enxofre s 0,1
30.000 -solo-atmosfera, estudos de nutrição mineral silício Si 01
30.000 envolvem químicos que estudam a atmosfera, E :) Ê k : a :
Micronutrientes pedologistas, hidrologistas, microbiologistas e ; ; as
Ê : Cloro (El 100 3.000 ecologistas, além de fisiologistas vegetais.
Neste capítulo, serão discutidas as necessi- Ferro Fe 100 2.000
dades nutricionais das plantas, os sintomas de Boro B 20 2.000
deficiências nutricionais específicas e o uso de Manganês Mn 50
1.000 fertilizantes para garantir a elas uma nutrição sódio Na 10
400 adequada. Em seguida, será examinado como Zinco Zn 20 300
a estrutura do solo (o arranjo dos componentes Cobre Cu 6 100
sólidos, líquidos e gasosos) e a morfologia das Níquel Ni 01 2 raízes
influenciam a transferência de nutrientes Molibdênio Mo 0,1 1
inorgânicos do ambiente para dentro da planta. Por fim, será
introduzido o tópico de associações micorrízicas simbióticas, que
desempenham papéis-chave na obtenção de nutrientes na maioria
Fonte: Epstein, 1972, 1999. Os valores para os elementos não
minerais (H, C, O) e os macronutrientes são porcentagens. Os
valores para os micronutrientes são expressos em partes por milhão
(ppm).

o crescimento normal. A Tabela 5.1 apresenta os elementos considerados essenciais para a maioria das plantas superiores, se não para todas. Os primeiros três elementos — hidrogênio, carbono e oxigênio — não são considerados nutrientes minerais porque são obtidos principalmente da água ou do dióxido de carbono. Os elementos minerais essenciais em geral são classificados como macro ou micronutrientes, de acordo com suas concentrações relativas nos tecidos vegetais. Em alguns casos, as diferenças na concentração nos tecidos entre macro e micronutrientes não são tão grandes como aquelas indicadas na Tabela 5.1. Por exemplo, alguns tecidos vegetais, como o mesofilo, contêm quase tanto ferro ou manganês como enxofre ou magnésio. Com frequência, os elementos estão presentes em concentrações maiores do que as necessidades mínimas dos vegetais. Alguns pesquisadores têm argumentado que a classificação em macro e micronutrientes é difícil de ser justificada do ponto de vista fisiológico. Konrad Mengel e Ernest Capítulo 5 e Nutrição Mineral 121 Kirkby propuseram que os elementos essenciais sejam classificados, em vez disso, de acordo com seu papel bioquímico e sua função fisiológica. A Tabela 5.2 mostra essa classificação, na qual os nutrientes vegetais foram divididos em quatro grupos básicos: 1. Nitrogênio e enxofre constituem o primeiro grupo de elementos essenciais. As plantas assimilam esses nutrientes via reações bioquímicas envolvendo oxidação e redução, formando ligações covalentes com carbono e criando compostos orgânicos (p. ex. aminoácidos, ácidos nucleicos e proteínas). 2. O segundo grupo é importante em reações de armazenagem de energia ou na manutenção da integridade estrutural. Os elementos desse grupo estão comumente presentes em tecidos vegetais na forma de fosfato, borato e ésteres silicato, em que o grupo elementar está covalentemente ligado a uma molécula orgânica (p. ex., açúcar fosfato). TABELA 5.2 Classificação dos nutrientes minerais das plantas de acordo com a função bioquímica Nutriente mineral Funções Grupo 1 Nutrientes que fazem parte de compostos de carbono N Constituinte de aminoácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos, nucleotídeos, coenzimas, hexosaminas, etc. S Componente de cisteína, cistina, metionina. Constituinte de ácido lipoico, coenzima A, tiamina pirofosfato, glutationa, biotina, 5-adenilil-sulfato e 3-fosfoadenosina. Grupo 2 Nutrientes importantes na armazenagem de energia ou na integridade

estrutural P Componente de açúcares-fosfato, ácidos nucleicos, nucleotídeos, coenzimas, fosfolipídeos, ácido fítico, etc. Tem papel central em reações que envolvem ATP. Si Depositado como sílica amorfa em paredes celulares. Contribui para as propriedades mecânicas das paredes celulares, incluindo rigidez e elasticidade. B Forma complexo com manitol, manano, ácido polimanurônico e outros constituintes das paredes celulares. Envolvido no alongamento celular e no metabolismo de ácidos nucleicos. Grupo 3 Nutrientes que permanecem na forma iônica K Requerido como cofator de mais de 40 enzimas. Principal cátion no estabelecimento do turgor celular e na manutenção da eletroneutralidade celular. Ca Constituinte da lamela média das paredes celulares. Requerido como cofator por algumas enzimas envolvidas na hidrólise de ATP e de fosfolipídeos. Atua como mensageiro secundário na regulação metabólica. Mg Requerido por muitas enzimas envolvidas na transferência de fosfatos. Constituinte da molécula de clorofila. (el Requerido para as reações fotossintéticas envolvidas na evolução de O». Zn Constituinte de álcool desidrogenase, desidrogenase glutâmica, anidrase carbônica, etc. Na Envolvido na regeneração do fosfoenolpiruvato em plantas C, e CAM (metabolismo ácido das crassuláceas). Substitui o potássio em algumas funções. Grupo 4 Nutrientes envolvidos em reações redox Re Constituinte de citocromos e ferro-proteínas não heme envolvidas na fotossíntese, na fixação de N, e na respiração. Mn Requerido para a atividade de algumas desidrogenases, descarboxilases, quinases, oxidases e peroxidases. Envolvido com outras enzimas ativadas por cátions e na evolução fotossintética de O,. Cu Componente de ácido ascórbico oxidase, tirosinase, monoaminoxidase, uricase, citocromo oxidase, fenolase, lacase e plastocianina. Ni Constituinte da urease. Em bactérias fixadoras de N,, é constituinte de hidrogenases. Mo Constituinte de nitrogenase, nitrato redutase e xantina desidrogenase. Fonte: De Evans e Sorger, 1966, e Mengel e Kirkby, 2001.

 O terceiro grupo está presente nos tecidos como íons livres dissolvidos na água do vegetal ou como íons eletrostaticamente ligados a substâncias, como os ácidos pécticos, presentes na parede celular. Elementos nesse grupo têm importantes papéis como cofatores enzimáticos, na regulação de potenciais osmóticos e no controle da permeabilidade de membranas. 4. O quarto grupo, compreendendo metais como ferro, desempenha importantes papéis em reações envolvendo transferência de elétrons. Deve-se ter em mente que essa classificação é um tanto arbitrária, pois muitos elementos exercem vários papéis funcionais. Por exemplo, o manganês, listado no grupo 4 como um metal envolvido em várias reações-chave de transferência de elétrons, ainda é um mineral que permanece na forma iônica, o que o colocaria no grupo 3. Alguns elementos de ocorrência natural, como o alumínio, o selênio e o cobalto, não são essenciais, embora também possam se acumular em tecidos vegetais. O alumínio, por exemplo, não é considerado um elemento essencial, mas as plantas em geral contêm de 0,1 a 500 pg desse elemento por g de matéria seca, e a adição de pequenas quantidades dele a uma solução nutritiva pode estimular o crescimento vegetal. Muitas espécies dos gêneros Astragalus, Xylorhiza e Stanleya acumulam selênio, embora não tenham mostrado uma necessidade específica desse elemento. O cobalto é parte da cobalamina (vitamina B,, e seus derivados), um componente de várias enzimas em microrganismos fixadores de nitrogênio; assim, a deficiência em cobalto bloqueia o desenvolvimento e a função dos nódulos de fixação de nitrogênio, mas as plantas que não fixam nitrogênio não requerem cobalto. As culturas vegetais normalmente contêm apenas quantidades relativamente pequenas desses elementos não essenciais. As seções a seguir descrevem os métodos usados para examinar as funções dos elementos nutrientes nas plantas. Técnicas especiais são utilizadas em estudos nutricionais Demonstrar que um elemento é essencial exige que as plantas sejam cultivadas sob condições experimentais, nas quais apenas o elemento sob investigação não está presente. Essas condições são extremamente difíceis de serem alcançadas com plantas cultivadas em um meio complexo como o solo. No século XIX, vários pesquisadores, incluindo Nicolas-Théodore de Saussure, Julius von Sachs, Jean-Baptiste-Joseph-Dieudonné Boussingault e Wilhelm Knop, abordaram esse problema, cultivando plantas com

as raízes imersas em uma solução nutritiva contendo apenas sais inorgânicos. A demonstração desses pesquisadores de que as plantas podiam crescer sem solo ou matéria orgânica provou inequivocamente que elas podem satisfazer todas as suas necessidades unicamente a partir de elementos nutrientes minerais, água, ar (CO,) e luz solar. e Transporte e Translocação de Água e Solutos A técnica de crescimento de plantas com suas raízes imersas em uma solução nutritiva sem solo é chamada de cultivo em solução ou hidroponia. O cultivo hidropônico bem-sucedido (Figura 5.2A) exige um grande volume de solução nutritiva ou ajuste frequente dela, para impedir que a absorção de nutrientes pelas raízes produza mudanças radicais nas concentrações dos nutrientes e no pH da solução. Um suprimento suficiente de oxigênio para o sistema de raízes também é crucial e pode ser alcançado pelo borbulhamento vigoroso de ar através da solução. A hidroponia é usada na produção comercial de muitas culturas em casa de vegetação ou interiores, como o tomateiro (Solanum lycopersicum), o pepineiro (Cucumis sativus) e o cânhamo ou maconha (Cannabis sativa). Em uma forma de cultura hidropônica comercial, as plantas são cultivadas em um material de suporte, como areia, brita, vermiculita, lã de rocha (rockiwool), espuma de poliuretano ou argila expandida (i.e. areia para gatos). Soluções nutritivas circulam, então, pelo material de suporte, e as soluções velhas são removidas por lixiviação. Em outra forma de cultura hidropônica, as raízes das plantas repousam sobre a superfície de uma canaleta e as soluções nutritivas fluem em uma fina camada ao longo da canaleta sobre as raízes. Esse sistema de cultivo em lâmina de nutrientes" assegura que as raízes recebam um amplo suprimento de oxigênio (Figura 5.2B). Outra possibilidade, que às vezes tem sido proclamada como a técnica futura para investigações científicas, é o cultivo de plantas em aeroponia. Nessa técnica, cultivam-se as plantas com suas raízes suspensas no ar, enquanto são aspergidas continuamente com uma solução nutritiva (Figura 5.20). Essa abordagem proporciona fácil manipulação do ambiente gasoso ao redor das raízes, mas, para sustentar um rápido crescimento vegetal, requer maiores concentrações de nutrientes do que o cultivo hidropônico. Por essa razão e em decorrência de outras dificuldades técnicas, o uso da aeroponia não é muito difundido. Um sistema de subirrigação** (Figura 5.2D) é ainda outra abordagem para o cultivo em solução. Nesses sistemas, a

solução nutritiva é periodicamente elevada para imergir as raízes e, então, recuada, expondo-as a um ambiente úmido. Como a aeroponia, o sistema de subirrigação requer maiores concentrações de nutrientes do que os outros sistemas hidropônicos ou o cultivo em película de nutrientes. Soluções nutritivas podem sustentar rápido crescimento vegetal Ao longo dos anos, muitas formulações foram empregadas para as soluções nutritivas. As primeiras formulações, *N. de T. No Brasil, tem-se utilizado a sigla NFT (Nutrient Film Technique) para descrever esse sistema de irrigação. **N. de T. Esse é o termo que tem sido empregado no Brasil para denominar o sistema de irrigação hidropônico, em inglês denominado Ebb-and-flow system.

(A) Sistema de cultivo hidropônico Bomba de ar Sistema de N sustentação N das es E | Bolhas Solução — dear nutritiva Pedra porosa (B) Sistema de cultivo em película de nutrientes Entrada in | pomba de ar =;— Retorno Solução [| nutritiva / : : : : va : : : A Ji-Câmara de recuperação de nutrientes Bomba Nin de solução | (C) Sistema de cultivo aeropônico Câmara de aspersão de nutrientes Bomba — Às Aspersor de solução (D) Sistema de subirrigação = Dreno tl -= =—Bomba de ar A d Bm Solução Entrada nutritiva e retome REM | - Ê My Bomba — La : : : DA , Câmara de de solução Ê E E E recuperação de nutrientes Capítulo 5 e Nutrição Mineral 123 Figura 5.2 Tipos diversos de sistemas de cultivo em solução. (A) Em um cultivo hidropônico padrão, as plantas são suspensas pela base do caule sobre um tanque contendo uma solução nutritiva. O bombeamento de ar através de uma pedra porosa, um sólido poroso que gera uma corrente de pequenas bolhas de ar, mantém a solução completamente saturada com oxigênio. (B) Na técnica da película de nutrientes, uma bomba impulsiona a solução nutritiva de um reservatório principal, colocado embaixo de um tanque inclinado, e, por um tubo de retorno, de volta ao reservatório. (C) Em um tipo de aeroponia, uma bomba de alta pressão asperge solução nutritiva nas raízes contidas em um tanque. (D) Em um sistema de subirrigação, uma bomba periodicamente enche com solução nutritiva uma câmara superior contendo as raízes das plantas. Quando a bomba é desligada, a solução é drenada de volta ao reservatório através da bomba. (De Epstein e Bloom, 2005.) desenvolvidas por Knop, na Alemanha, incluíam somente KNO,, Ca(NO,),, KH,PO,, MgSO, e um sal de ferro. Naquela época, acreditava-se que essa solução nutritiva continha todos os minerais exigidos pelas plantas, mas aqueles experimentos foram conduzidos com produtos químicos contaminados com outros elementos, hoje reconhecidos como essenciais (como boro ou molibdênio). A Tabela 5.3 apresenta uma composição mais moderna para uma solução nutritiva. Essa formulação é chamada de solução de Hoagland modificada, denominação em homenagem a Dennis R. Hoagland, um estudioso que se destacou pelo desenvolvimento de modernas pesquisas em nutrição mineral nos EUA. Uma solução de Hoagland modificada contém todos os elementos minerais conhecidos necessários ao rápido crescimento vegetal. As concentrações desses elementos são estabelecidas no

nível mais alto possível, sem produzir sintomas de toxicidade ou estresse salino; assim, elas podem ser várias ordens de grandeza mais elevadas do que as encontradas no solo ao redor das raízes. Por exemplo, enquanto o fósforo está presente na solução do solo em concentrações normalmente menores do que 0,06 ug g ' ou 2 pM, aqui ele é oferecido a 62 pg g! ou? mM. Esses níveis iniciais altos permitem às plantas crescerem no meio por períodos prolongados sem reposição dos nutrientes, mas podem ser prejudiciais às plantas jovens. Portanto, muitos pesquisadores diluem suas soluções nutritivas muitas vezes e as trocam com frequência para minimizar as flutuações na concentração de nutrientes no meio e nos tecidos vegetais. Outra propriedade importante da formulação de Hoagland modificada é que o nitrogênio é suprido tanto como amônio (NH,") quanto como nitrato (NO,). O suprimento de nitrogênio em uma mistura balanceada de cátions (íons positi

 TABELA 5.3 Composição de uma solução nutritiva de Hoagland modificada para cultivo de plantas Concentração Concentração Volume da solução Peso da solução — da solução — — estoque por litro Concentração final Composto molecular estoque estoque da solução final Elemento do elemento g mol"! mM g LL mL um ppm Macronutrientes KNO; 101,10 1.000 101,10 6,0 N 16.000 224 Ca(NO.),*4H,0 236,16 1.000 236,16 4,0 K 6.000 2s5 NH,H;PO, 115,08 1.000 115,08 2,0 Ca 4.000 160 MgSO,7H,0 246,48 1.000 246,49 1,0 [P 2.000 62 S 1.000 52 Mg 1.000 24 Micronutrientes KcI 74,55 2is 1,864 CI 50 1177) HBO; 61,83 iz (0)7/7/8) B 25; 0,27 MnSO,*H,0 169,01 1,0 0,169 o Mn 2,0 0,11 ZnS0,º7H,0 287,54 1,0 0,288 é Zn 2,0 0,13 CuSO,*5H,0 249,68 0,25 0,062 Cu 015 0,03 H,;MoO, (85% MoOs) 161,97 025 0,040 Mo 0) 0,05 NaFeDTPA 468,20 64 30,0 0,3-1,0 Fe 16,1- 1,00557 3,00 Opcional" NISO,º6H,0 262,86 0,25 0,066 2,0 Ni 0,5 0,03 Na,SiO,*9H,0 284,20 1.000 284,20 1,0 Si 1.000 28 Fonte: De Epstein e Bloom, 2005. Nota: Os macronutrientes são adicionados separadamente a partir das soluções-estoque, para impedir a precipitação durante a preparação da solução nutritiva. Uma solução-estoque mista é preparada contendo todos os micronutrientes, exceto o ferro. O ferro é adicionado como dietilenotriaminopentacetato férrico de sódio (NaFeDTPA, nome comercial Ciba-Geigy Sequestreno 330 Fe; ver Figura 5.3); algumas plantas, como o milho, requerem a concentração mais alta de ferro mostrada na tabela. O níquel geralmente está presente como um contaminante de outros produtos químicos, de modo que ele não precisa ser aplicado de forma explícita. O silício, se incluído, deveria ser adicionado primeiro, e o pH deveria ser ajustado com HCI para prevenir a precipitação de outros nutrientes. vamente carregados) e ânions (íons negativamente carregados) tende a reduzir o rápido aumento no pH do meio, que comumente é observado quando o nitrogênio é fornecido somente como ânion nitrato. Mesmo quando o pH do meio é mantido neutro, a maioria das plantas cresce melhor se tiver acesso tanto ao NH," quanto ao NO, , pois a absorção e a assimilação das duas formas de nitrogênio inorgânico promovem o balanço cátion-ânion na planta. Um problema expressivo das soluções nutritivas é a manutenção da disponibilidade de ferro. Quando fornecido como um sal inorgânico, como FeSO, ou

Fe(NO,),, o ferro pode precipitar-se da solução como hidróxido de ferro, em particular sob condições alcalinas. Se sais de fosfato estiverem presentes, fosfato de ferro insolúvel também será formado. A precipitação do ferro na solução torna-o fisicamente indisponível à planta, a não ser que sais de ferro sejam adicionados com frequência. Pesquisadores anteriores resolveram esse problema adicionando ferro em conjunto com ácido cítrico ou tartárico. Compostos como esses se denominam quelantes, pois formam complexos solúveis com cátions, como ferro e cálcio, nos quais o cátion é retido por forças iônicas, e não por ligações covalentes. Os cátions quelados, portanto, permanecem fisicamente disponíveis para as plantas. Soluções nutritivas mais modernas usam o produto químico ácido etilenodiaminotetracético (EDTA), o ácido dietilenotriaminopentacético (DTPA, ou ácido pentético) ou o ácido etilenodiamino-N,N"-bis(o-hidroxifenilacético) (0,0EDDHA) como agentes quelantes. A Figura 5.3 mostra a estrutura do DTPA. O destino do complexo da quelação durante a absorção do ferro pelas células das raízes não é claro; o ferro pode ser liberado do quelante quando é reduzido de ferro férrico (Fe?*) a ferro ferroso (Fe?) na superfície da raiz. O quelante pode, então, difundir-se de volta na solução nutritiva (ou do solo) e associar-se a outro Fe? ou outro íon metálico. Após a absorção pela raiz, o ferro é mantido solúvel por quelação com compostos orgânicos presentes nas células vegetais. O ácido cítrico pode desempenhar um papel importante como quelante orgânico de ferro, e o transporte de longa distância no xilema parece envolver um complexo ferro-ácido cítrico.

[o (A) O—C—CH CH Í o- Í E ás cH—C—OT NCH,CH,NCH,CH,N [o -0—C—cH N I ie CcH— C—O(B) | o | N—CH—C—OFigura 5.3 Quelante e cátion quelado isolado. Estrutura química do quelante ácido dietilenotriaminopentacético (DTPA) isolado (A) e quelado com um íon Fe?* (B). O ferro liga-se ao DTPA por interações com três átomos de nitrogênio e três átomos ionizados de oxigênio de grupos carboxilatos. A estrutura de anel resultante envolve o íon metálico e neutraliza efetivamente sua reatividade na solução. Durante a absorção de ferro na superfície das raízes, o Fe** parece ser reduzido a Fe?*, que é liberado do complexo DTPA-ferro. O quelante pode, então, associar-se a outro Fe** disponível. (De Sievers e Bailar, 1962.) Deficiências minerais perturbam o metabolismo e o funcionamento vegetal O suprimento inadequado de um elemento essencial provoca um distúrbio nutricional que se manifesta por sintomas de deficiência característicos. Em cultivo hidropônico, a supressão de um elemento essencial pode ser prontamente correlacionada a determinado conjunto de sintomas. Por exemplo, uma deficiência específica pode provocar um padrão específico de descoloração foliar. O diagnóstico de plantas que crescem no solo pode ser mais complexo pelos seguintes motivos: e Deficiências de vários elementos podem ocorrer simultaneamente em diferentes tecidos vegetais. e Deficiências ou quantidades excessivas de um elemento podem induzir deficiências ou acúmulos excessivos de outro elemento. * Algumas doenças virais das plantas podem produzir sintomas similares âqueles das deficiências nutricionais. Os sintomas de deficiência nutricional em uma planta são a expressão de distúrbios metabólicos, resultantes do suprimento insuficiente de um elemento essencial. Esses problemas estão relacionados aos papéis desempenhados pelos elementos essenciais no metabolismo e no funcionamento normal da planta (descritos na Tabela 5.2). Embora cada elemento essencial participe de muitas reações metabólicas diferentes, são possíveis algumas afirmações gerais a respeito das funções dos elementos essenciais no metabolismo vegetal. Em geral, os elementos Capítulo 5 e Nutrição Mineral 125 TABELA 5.4 Elementos minerais classificados com base em suas mobilidades dentro da planta e em suas tendências de translocação durante deficiências Móveis Imóveis Nitrogênio Cálcio Potássio Enxofre Magnésio Ferro Fósforo Boro Cloro Cobre Sódio Zinco Molibdênio

Nota: Os elementos estão listados na ordem de sua abundância na planta. essenciais atuam na estrutura do vegetal, no seu metabolismo e na osmorregulação celular. Papéis mais específicos podem estar relacionados à capacidade de cátions bivalentes, como Ca** ou Mg", de modificar a permeabilidade das membranas vegetais. Além disso, a pesquisa continua a revelar papéis específicos para esses elementos no metabolismo vegetal; por exemplo, íons cálcio atuam como um sinal para regular enzimas-chave no citosol. Assim, a maioria dos elementos essenciais tem múltiplas funções no metabolismo vegetal. Um indício importante relacionando um sintoma de deficiência aguda a um elemento essencial em particular é a extensão em que um elemento pode ser reciclado de folhas mais velhas para folhas mais jovens. Alguns elementos, como nitrogênio, fósforo e potássio, podem prontamente se mover de folha para folha; outros, como boro, ferro e cálcio, são relativamente imóveis na maioria das espécies vegetais (Tabela 5.4). Se um elemento essencial é móvel, os sintomas de deficiência tendem a aparecer primeiro nas folhas mais velhas. De modo oposto, a deficiência de elementos essenciais imóveis torna-se evidente primeiro em folhas mais jovens. Embora os mecanismos precisos de mobilização de nutrientes não sejam bem compreendidos, hormônios vegetais, como citocininas, parecem estar envolvidos (ver Capítulo 15). Na discussão a seguir, descrevem-se os sintomas específicos de deficiência e os papéis funcionais dos elementos essenciais, da maneira como eles se encontram agrupados na Tabela 5.2. Tenha em mente que muitos sintomas são altamente dependentes da espécie vegetal. GRUPO 1: DEFICIÊNCIAS DE NUTRIENTES MINERAIS QUE INTEGRAM COMPOSTOS DE CARBONO Este primeiro grupo consiste em nitrogênio e enxofre. A disponibilidade de nitrogênio em solos limita a produtividade das plantas na maioria dos ecossistemas naturais e agrícolas. Por outro lado, os solos em geral contêm enxofre em excesso. Apesar dessa diferença, nitrogênio e enxofre são similares quimicamente quanto

similaridade não surpreende, uma vez que o enxofre e o nitrogênio são constituintes de proteínas. A clorose causada pela deficiência de enxofre, entretanto, em geral aparece de início em folhas jovens e maduras, em vez de em folhas velhas, como na deficiência de nitrogênio. Isso acontece porque o enxofre, ao contrário do nitrogênio, não é remobilizado com facilidade para as folhas jovens, na maioria das espécies. No entanto, em muitas espécies vegetais, a clorose por falta de enxofre pode ocorrer simultaneamente em todas as folhas, ou mesmo iniciar em folhas mais velhas. Transporte e Translocação de Água e Solutos GRUPO 2: DEFICIÊNCIAS DE NUTRIENTES MINERAIS QUE SÃO IMPORTANTES NA ARMAZENAGEM DE ENERGIA OU NA INTEGRIDADE ESTRUTURAL Este grupo consiste em fósforo, silício e boro. Fósforo e silício são encontrados em concentrações no tecido vegetal que lhes garantem a classificação como macronutrientes, enquanto o boro é muito menos abundante e considerado um micronutriente. Esses elementos em geral estão presentes nas plantas como ligações ésteres entre um grupo ácido inorgânico, como um fosfato (PO,”), e um carbono de um álcool (i.e. XO-C-R, em que o elemento X é fixado a uma molécula contendo carbono C-R via um átomo de oxigênio, O). FÓSFORO O fósforo (como fosfato, PO) é um componente integral de compostos importantes nas células vegetais, incluindo os açúcares fosfato, intermediários da respiração e da fotossíntese, bem como os fosfolipídeos que compõem as membranas vegetais. Ele também é um componente de nucleotídeos utilizados no metabolismo energético das plantas (como ATP) e no DNA e no RNA. Sintomas característicos da deficiência de fósforo incluem o crescimento atrofiado da planta inteira e uma coloração verde-escura das folhas, que podem ser malformadas e contêm pequenas áreas de tecido morto denominadas manchas necróticas (para uma ilustração, ver Tópico 5.1 na internet). Como na deficiência de nitrogênio, algumas espécies podem produzir excesso de antocianinas sob deficiência de fósforo, dando às folhas uma coloração levemente purpúrea. Diferente da deficiência de nitrogênio, a coloração púrpura não está associada a clorose. Na verdade, as folhas podem apresentar uma coloração escura, púrpura esverdeada. Sintomas adicionais da deficiência de fósforo incluem a produção de caules delgados (mas não lenhosos) e a morte das folhas mais velhas. A maturação da planta também pode ser retardada. SILÍCIO Apenas membros da família Equisetaceae —

chamados de juncos de polimento (scouring rushes), porque houve um tempo em que suas cinzas, ricas em sílica granulosa, eram usadas para polir panelas — requerem silício para completar seus ciclos de vida. No entanto, muitas outras espécies acumulam quantidades substanciais de silício em seus tecidos e exibem crescimento, fertilidade e resistência ao estresse intensificados quando supridas com quantidades adequadas de silício. Plantas deficientes em silício são mais suscetíveis ao acamamento (tombamento) e à infecção fúngica. O silício é depositado principalmente no retículo endoplasmático, nas paredes celulares e nos espaços intercelulares, como sílica amorfa hidratada (SiO,nH,0). Ele também forma complexos com polifenóis e, assim, serve como alternativa à lignina no reforço das paredes celulares. Além disso, o silício pode aliviar a toxicidade de muitos metais pesados, incluindo alumínio e manganês. BORO Embora muitas funções do boro no metabolismo vegetal sejam ainda pouco claras, a evidência mostra

que ele promove ligações cruzadas RG II (ramnogalacturonano II, um pequeno polissacarídeo péctico) na parede celular e sugere que ele desempenhe um papel no alongamento celular, na síntese de ácidos nucleicos, nas respostas hormonais, na função da membrana e na regulação do ciclo celular. Plantas deficientes em boro podem exibir uma ampla variedade de sintomas, dependendo da espécie e da idade da planta. Um sintoma característico é a necrose preta de folhas jovens e gemas terminais. A necrose das folhas jovens ocorre principalmente na base da lâmina foliar. Os caules podem se apresentar anormalmente rígidos e quebradiços. A dominância apical pode ser perdida, tornando a planta altamente ramificada; entretanto, os ápices terminais dos ramos logo se tornam necróticos devido à inibição da divisão celular. Estruturas como frutos, raízes carnosas e tubérculos podem exibir necrose ou anormalidades relacionadas à desintegração de tecidos internos (ver Ensaio 5.1 na internet). GRUPO 3: DEFICIÊNCIAS DE NUTRIENTES MINERAIS QUE PERMANECEM NA FORMA IÔNICA Este grupo inclui alguns dos elementos minerais mais familiares: os macronutrientes potássio, cálcio e magnésio, e os micronutrientes cloro, zinco e sódio. Esses elementos podem ser encontrados como íons em solução no citosol ou nos vacúolos, ou podem estar ligados eletrostaticamente ou como ligantes a compostos maiores dotados de carbono. POTÁSSIO O potássio, presente nas plantas como o cátion K', desempenha um papel importante na regulação do potencial osmótico das células vegetais (ver Capítulos 3 e 6). Ele também ativa muitas enzimas envolvidas na respiração e na fotossíntese. O primeiro sintoma visível da deficiência de potássio é clorose em manchas ou marginal, que depois evolui para necrose, com maior ocorrência nos ápices foliares, nas margens e entre nervuras. Em muitas monocotiledôneas, essas lesões necróticas podem se formar, em primeiro lugar, nos ápices foliares e nas margens e, após, se estender em direção à base. Como o potássio pode ser remobilizado para as folhas mais jovens, esses sintomas aparecem inicialmente nas folhas mais maduras da base da planta. As folhas podem também se enrolar e enrugar. Os caules de plantas deficientes em potássio podem ser delgados e fracos, com entrenós anormalmente curtos. Em milho deficiente em potássio, as raízes podem ter uma suscetibilidade aumentada a fungos da podridão da raiz presentes

no solo; essa suscetibilidade, junto com os efeitos caulinares, resulta em uma tendência de tombamento fácil da planta no solo (acamamento). CÁLCIO Os íons cálcio (Ca?) têm dois papéis distintos nas plantas: (1) um papel estrutural/apoplástico no qual o Ca? se liga a grupos ácidos de lipídeos da membrana (fosfo e sulfolipídeos) e a ligações cruzadas entre pectinas, em particular na lamela média que separa células recentemente Capítulo 5 e Nutrição Mineral 127 divididas; e (2) um papel sinalizador, no qual o Ca" atua como mensageiro secundário que inicia as respostas vegetais aos estímulos ambientais. Em sua função como um mensageiro secundário, o Ca"* pode se ligar à calmodulina, uma proteína encontrada no citosol de células vegetais. O complexo calmodulina-Ca?, então, liga-se a diferentes tipos de proteínas, incluindo quinases, fosfatases, proteínas mensageiras secundárias de sinalização e proteínas do citoesqueleto. Desse modo, ele regula muitos processos celulares, desde o controle de transcrição e sobrevivência celular até a liberação de sinais químicos (ver Capítulo 15). Os sintomas característicos da deficiência de cálcio incluem a necrose de regiões meristemáticas jovens, como os ápices de raízes ou de folhas jovens, nas quais a divisão celular e a formação de paredes celulares são mais rápidas. A necrose em plantas em lento crescimento pode ser precedida por uma clorose generalizada e um encurvamento para baixo de folhas jovens. As folhas jovens também podem mostrar-se deformadas. O sistema de raízes de uma planta deficiente em cálcio pode ser acastanhado, curto e muito ramificado. Pode haver forte redução no crescimento se as regiões meristemáticas da planta morrerem prematuramente. MAGNÉSIO Em células vegetais, os íons magnésio (Mg?) têm um papel específico na ativação de enzimas envolvidas na respiração, na fotossíntese e na síntese de DNA e RNA. Mg" é também parte da estrutura em anel da molécula de clorofila (ver Figura 7.64). Um sintoma característico da deficiência de magnésio é a clorose entre as nervuras foliares, ocorrendo, primeiro, em folhas mais velhas, por causa da mobilidade desse cátion. Esse padrão de clorose ocorre porque a clorofila nos feixes vasculares permanece inalterada em períodos mais longos do que aquela nas células entre os feixes. Se a deficiência for extensa, as folhas podem se tornar amarelas ou brancas. Um sintoma adicional da deficiência de magnésio pode ser a senescência e a abscisão foliar prematura. CLORO O elemento cloro é encontrado nas plantas como o íon cloreto (CI). Ele é

requerido para a reação de clivagem da água na fotossíntese pela qual o oxigênio é produzido (ver Capítulo 7). Além disso, o cloro pode ser requerido para a divisão celular em folhas e raízes. Plantas deficientes em cloro manifestam murcha dos ápices foliares, seguida por clorose e necrose generalizada. As folhas podem também exibir crescimento reduzido. Subsequentemente, as folhas podem assumir uma coloração bronzeada ("bronzeamento"). As raízes de plantas deficientes em cloro podem parecer curtas e grossas junto aos ápices das raízes. Os íons cloreto são altamente solúveis e em geral estão disponíveis nos solos, porque a água do mar é carregada para o ar pelo vento e distribuída sobre o solo quando chove. Por isso, a deficiência de cloro raramente é observada em plantas cultivadas em hábitats nativos ou agrícolas. A maioria das plantas absorve cloro em concentrações muito mais altas que as necessárias ao funcionamento normal.

128 Unidade | ZINCO Muitas enzimas requerem íons zinco (Zn?!) para suas atividades, e o zinco pode ser exigido para a biossíntese da clorofila em algumas plantas. A deficiência de zinco é caracterizada pela redução do crescimento dos entrenós, e, como resultado, as plantas exibem um hábito de crescimento em roseta, no qual as folhas formam um agrupamento circular que se irradia no solo ou junto a ele. As folhas podem ser também pequenas e retorcidas, com margens de aparência enrugada. Esses sintomas podem resultar da perda da capacidade de produzir quantidades suficientes do ácido 3-indolacético (ALA), uma auxina. Em algumas espécies (p. ex. milho, sorgo e feijoeiro), as folhas mais velhas podem mostrar clorose intervenal e, então, desenvolver manchas brancas necróticas. A clorose pode ser uma expressão da necessidade de zinco para a biossíntese de clorofila. SÓDIO Espécies que utilizam as rotas C, e CAM de fixação de carbono (ver Capítulo 8) podem requerer íons sódio (Na"). Nessas plantas, o Na" parece ser imprescindível para a regeneração do fosfoenolpiruvato, o substrato para a primeira carboxilação nas rotas C, e CAM. Sob deficiência de sódio, essas plantas exibem clorose e necrose ou até deixam de florescer. Muitas espécies C; também se beneficiam da exposição a baixas concentrações de Na". Os íons sódio estimulam o crescimento mediante a estimulação da expansão celular e podem substituir parcialmente os íons potássio como um soluto osmoticamente ativo. GRUPO 4: DEFICIÊNCIAS DE NUTRIENTES MINERAIS ENVOLVIDOS EM REAÇÕES REDOX Este grupo de cinco micronutrientes consiste nos metais ferro, zinco, cobre, níquel e molibdênio. Todos eles podem sofrer oxidações e reduções reversíveis (p. ex. Fe"! «» Fe??) e têm importantes papéis na transferência de elétrons e na transformação de energia. Geralmente, eles são encontrados em associação com moléculas maiores, como citocromos, clorofila e proteínas (normalmente enzimas). FERRO O ferro tem um importante papel como componente de enzimas envolvidas na transferência de elétrons (reações redox), como citocromos. Nesse papel, ele é reversivelmente oxidado de Fe? a Fe?* durante a transferência de elétrons. Como na deficiência de magnésio, um sintoma característico da deficiência de ferro é a clorose entre as nervuras. Esse sintoma, contudo, aparece inicialmente nas folhas mais jovens, porque o ferro, diferente do magnésio, não pode ser prontamente

mobilizado das folhas mais velhas. Sob condições de deficiência extrema ou prolongada, as nervuras podem também se tornar cloróticas, fazendo toda a folha se tornar branca. As folhas se tornam cloróticas porque o ferro é necessário para a síntese de alguns dos complexos constituídos por clorofila e proteína no cloroplasto. A baixa mobilidade do ferro provavelmente é devida à sua precipitação nas folhas mais velhas como óxidos insolúveis ou fosfatos. A precipitação do ferro diminui a subsequente mobilização do metal para dentro do floema, para o transporte de longa distância. e Transporte e Translocação de Água e Solutos MANGANÊS Os íons manganês (Mn?) ativam várias enzimas nas células vegetais. Em particular, as descarboxilases e as desidrogenases envolvidas no ciclo do ácido cítrico (ciclo de Krebs) são especificamente ativadas pelo manganês. A função mais bem definida do Mn?" está na reação fotossintética mediante a qual o oxigênio (O,) é produzido a partir da água (ver Capítulo 7). O sintoma principal da deficiência de manganês é a clorose entre as nervuras, associada ao desenvolvimento de pequenas manchas necróticas. Essa clorose pode ocorrer em folhas jovens ou mais velhas, dependendo da espécie vegetal e da velocidade de crescimento. COBRE Como o ferro, o cobre está associado a enzimas envolvidas em reações redox, pelas quais ele é reversivelmente oxidado de Cu" a Cu"*. Um exemplo de tal enzima é a plastocianina, a qual está envolvida na transferência de elétrons durante as reações dependentes de luz da fotossíntese. O sintoma inicial da deficiência de cobre em muitas espécies de plantas é a produção de folhas verde-escuras, que podem conter manchas necróticas. Essas manchas aparecem em primeiro lugar nos ápices de folhas jovens e depois se estendem em direção à base da folha, ao longo das margens. As folhas podem também ficar retorcidas ou malformadas. Cereais exibem uma clorose foliar esbranquiçada e necrose com pontas enroladas. Sob extrema deficiência de cobre, as folhas podem cair prematuramente e as flores podem ser estéreis. NÍQUEL A urease é a única enzima conhecida em plantas superiores que contém níquel (Ni?), embora microrganismos fixadores de nitrogênio exijam níquel (Ni" até Ni") para a enzima que reprocessa parte do gás hidrogênio gerado durante a fixação (hidrogenase de captação de hidrogênio) (ver Capítulo 13). Plantas deficientes em níquel acumulam ureia em suas folhas e, em consequência, apresentam necrose nos ápices foliares. A deficiência de níquel no

campo foi encontrada somente em uma cultura, em árvores da nogueira pecan no sudeste dos Estados Unidos, porque as plantas requerem apenas quantidades minúsculas de níquel (ver Tabela 5.1). MOLIBDÊNIO Íons molibdênio (Mo“* até Mo**) são componentes de várias enzimas, incluindo a nitrato redutase, a nitrogenase, a xantina desidrogenase, a aldeído oxidase e a sulfito oxidase. A nitrato redutase catalisa a redução do nitrato a nitrito durante sua assimilação pela célula vegetal; a nitrogenase converte o gás nitrogênio em amônia em microrganismos fixadores de nitrogênio (ver Capítulo 13). O primeiro indicativo de uma deficiência de molibdênio é a clorose generalizada entre as nervuras e a necrose de folhas mais velhas. Em algumas plantas, como couve-flor e brócolis, as folhas podem não se tornar necróticas, mas, em vez disso, podem parecer retorcidas e, por conseguinte, morrer (doença do “rabo-de-chicote”). A formação de flores pode ser impedida ou as flores podem cair prematuramente. Como o molibdênio está envolvido tanto com a redução do nitrato quanto com a fixação de nitrogênio, a deficiência de molibdênio pode acarretar uma deficiência

de nitrogênio se a fonte desse elemento for primariamente nitrato ou se a planta depender da fixação simbiótica de nitrogênio. Embora as plantas necessitem apenas de pequenas quantidades de molibdênio (ver Tabela 5.1), alguns solos (p. ex. solos ácidos na Austrália) suprem concentrações inadequadas. Pequenas adições de molibdênio nesses solos podem melhorar substancialmente o crescimento de culturas ou forrageiras a um custo desprezível. A análise de tecidos vegetais revela deficiências minerais As exigências de elementos minerais podem variar à medida que uma planta cresce e se desenvolve. Em plantas de lavoura, os níveis de nutrientes em determinados estágios de crescimento influenciam a produtividade de órgãos vegetais economicamente importantes (tubérculos, grãos e outros). Para otimizar os rendimentos, os agricultores usam análises dos níveis de nutrientes no solo e nos tecidos vegetais, a fim de determinar o calendário de fertilizações. A análise de solo é a determinação química do conteúdo de nutrientes em uma amostra de solo da zona das raízes. Conforme será discutido mais adiante neste capítulo, tanto a química quanto a biologia dos solos são complexas, e os resultados das análises de solo variam de acordo com os métodos de amostragem, as condições de armazenagem das amostras e as técnicas de extração de nutrientes. Talvez o mais importante seja que determinada análise de solo reflete os níveis de nutrientes potencialmente disponíveis nele para as raízes das plantas, mas ela não informa a quantidade de determinado mineral de que a planta realmente precisa ou é capaz de absorver. Essa informação adicional é mais bem determinada pela análise de tecidos vegetais. O uso adequado da análise de tecidos vegetais requer um entendimento das relações entre o crescimento vegetal (ou produtividade) e a concentração de um nutriente em amostras de tecidos vegetais. Tenha em mente que a concentração de um nutriente nos tecidos depende do balanço entre a absorção do nutriente e a diluição da quantidade do nutriente ao longo do crescimento. A Figura 5.4 identifica três zonas (de deficiência, adequada e tóxica) na resposta de crescimento a concentrações crescentes de um nutriente. Quando a concentração do nutriente é baixa em uma amostra de tecidos, o crescimento é reduzido. Na zona de deficiência da curva, um aumento na disponibilidade e na absorção do nutriente está diretamente relacionado a um aumento no crescimento ou na

produtividade. À medida que a disponibilidade e a absorção do nutriente continuam a aumentar, é alcançado um ponto no qual uma adição posterior de nutriente não é mais relacionada a aumentos no crescimento ou na produtividade, mas é refletida somente nas concentrações aumentadas nos tecidos. Essa região da curva é chamada de zona adequada. O ponto de transição entre as zonas de deficiência e adequada da curva revela a concentração crítica do nutriente (ver Figura 5.4), que pode ser definida como o conteúdo mínimo de nutriente nos tecidos que se correlaciona com crescimento ou produtividade máximos. À medida 129 Capítulo 5 e Nutrição Mineral Zona de deficiência 100 H Crescimento ou produtividade (porcentagem do máximo) (Sul 5] T Concentração de nutriente no tecido (umol g”! de massa seca) Figura 5.4 A relação entre a produtividade (ou o crescimento) e o conteúdo de nutrientes dos tecidos vegetais define zonas de deficiência, adequação e toxicidade. Produtividade ou crescimento podem ser expressos em termos de massa seca de parte aérea ou altura. Para obter dados desse tipo, as plantas são cultivadas sob condições nas quais a concentração de um nutriente essencial é alterada, enquanto os demais nutrientes são adequadamente supridos. O efeito da variação na concentração desse nutriente durante o crescimento da planta se reflete no crescimento ou na produtividade. A concentração crítica desse nutriente é aquela abaixo da qual a produtividade ou o crescimento é reduzido. que a concentração de nutriente do tecido aumenta além da zona adequada, o crescimento ou a produtividade declinam devido à toxicidade. Essa região da curva é a zona tóxica. Para avaliar a relação entre o crescimento e a concentração de nutrientes no tecido, os pesquisadores cultivam plantas em solo ou em uma solução nutritiva, nos quais todos os nutrientes estão presentes em concentrações adequadas, exceto o nutriente sob avaliação. No começo do experimento, o nutriente limitante é adicionado em concentrações crescentes para diferentes grupos de plantas, e as concentrações do nutriente em tecidos específicos são correlacionadas com uma medida específica de crescimento ou produtividade. Diversas curvas são estabelecidas para cada elemento, uma para cada tecido e idade de tecido. Como os solos agrícolas normalmente são limitados nos elementos nitrogênio, fósforo e potássio (N, P K), muitos produtores rotineiramente levam em consideração, pelo menos, as respostas de crescimento ou produtividade para esses elementos. Se há suspeita

de uma deficiência de nutriente, são tomadas medidas para a correção do problema, antes da redução do crescimento ou da produtividade. A análise do vegetal tem-se mostrado útil em estabelecer um calendário de fertilização que sustente a produtividade e assegure a qualidade alimentar de muitas culturas. Tratando deficiências nutricionais Muitas práticas agrícolas tradicionais e de subsistência promovem a reciclagem de elementos minerais. As plantas cultivadas absorvem nutrientes do solo, os seres humanos e os animais consomem essas plantas localmente, e os resíduos vegetais e os dejetos humanos e de animais devolvem os

130 Unidade! » NU Neutro Alcalino ——» nutrientes ao solo. As principais perdas de nutrientes desses sistemas agrícolas resultam da lixiviação, que carrega os nutrientes dissolvidos, principalmente nitrato, na água de drenagem. Em solos ácidos, a lixiviação de outros nutrientes além do nitrato pode ser diminuída pela adição de calcário - uma mistura de CaO, CaCO, e Ca(OH), — para tornar o solo mais alcalino, uma vez que muitos elementos minerais formam compostos menos solúveis quando o pH é superior a 6 (Figura 5.5). Essa diminuição na lixiviação, no entanto, pode ser obtida à custa da redução na disponibilidade de alguns nutrientes, em especial o ferro. Nos sistemas agrícolas de alta produtividade dos países industrializados, uma grande proporção da biomassa da cultura deixa a área de cultivo, e o retorno dos resíduos da cultura à terra onde ela foi produzida torna-se difícil, na melhor das hipóteses. Essa remoção unidirecional dos nutrientes dos solos agrícolas torna importante devolver os nutrientes para esse substrato por meio da adição de fertilizantes. A produtividade das culturas pode ser melhorada pela adição de fertilizantes A maioria dos fertilizantes químicos contém sais inorgânicos dos macronutrientes nitrogênio, fósforo e potássio (ver Tabela 5.1). Os fertilizantes que contêm apenas um desses três nutrientes são chamados de fertilizantes simples. Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 5.5 | Influência do pH do solo na disponibilidade de nutrientes em solos orgânicos. A espessura das barras horizontais indica o grau de disponibilidade do nutriente para as raízes das plantas. Todos esses nutrientes estão disponíveis na faixa de pH de 5,5 a 6,5. (De Lucas e Davis, 1961.) Alguns exemplos de fertilizantes simples são superfosfato, nitrato de amônio e muriato de potássio (cloreto de potássio). Fertilizantes que contêm dois ou mais nutrientes minerais são chamados de fertilizantes compostos ou fertilizantes mistos, e os números no rótulo da embalagem, tal como “10-14-10”, referem-se às porcentagens de N, Pe k, respectivamente, no fertilizante. Com a produção agrícola de longo prazo, o consumo de micronutrientes pelas culturas pode atingir um ponto no qual eles também precisam ser adicionados ao solo como fertilizantes. Adicionar micronutrientes ao solo também pode ser necessário para corrigir uma deficiência preexistente. Por exemplo, muitos solos arenosos ácidos em regiões úmidas são deficientes em boro, cobre, zinco,

manganês, molibdênio ou ferro e podem se beneficiar da suplementação de nutrientes. Produtos químicos também podem ser aplicados no solo para modificar seu pH. Conforme mostra a Figura 5.5, o pH do solo afeta a disponibilidade de todos os nutrientes minerais. A adição de calcário, como mencionado anteriormente, pode elevar o pH de solos ácidos; a adição de enxofre elementar pode abaixar o pH de solos alcalinos. Nesse último caso, microrganismos absorvem o enxofre e, subsequentemente, liberam sulfato e íons hidrogênio, que acidificam o solo. Fertilizantes orgânicos são aqueles aprovados para práticas de agricultura orgânica. Em contraste com os fertilizantes químicos, eles se originam de depósitos naturais de rochas como nitrato de sódio e rocha fosfatada (fosforita) ou de resíduos de plantas ou animais. Os depósitos de rocha natural são quimicamente inorgânicos, mas são aceitáveis para o uso na agricultura "orgânica". Os resíduos vegetais e animais contêm muitos nutrientes sob forma de compostos orgânicos. Antes que as culturas vegetais possam absorver esses nutrientes dos resíduos, os compostos orgânicos precisam ser decompostos, normalmente pela ação de microrganismos do solo, segundo um processo denominado mineralização. A mineralização depende de muitos fatores, incluindo temperatura, disponibilidade de água e oxigênio, pH, além dos tipos e do número de microrganismos presentes no solo. Como uma consequência, as taxas de mineralização são altamente variáveis, e os nutrientes de resíduos orgânicos tornam-se disponíveis às plantas por períodos que variam de dias a meses ou anos. Essa taxa de mineralização lenta dificulta o uso eficiente de fertilizantes. Desse modo, que as plantações dependentes somente de fertilizantes orgânicos podem necessitar da adição de muito mais nitrogênio ou fósforo, além de sofrerem perdas ainda maiores de nutrientes que plantações que usam fertilizantes químicos. Os resí

duos de fertilizantes orgânicos melhoram a estrutura física da maioria dos solos, aumentando a retenção de água durante a seca e aumentando a drenagem em tempo chuvoso. Em alguns países em desenvolvimento, fertilizantes orgânicos são tudo o que está disponível ou acessível. Alguns nutrientes minerais podem ser absorvidos pelas folhas Além de absorver nutrientes adicionados ao solo como fertilizantes, a maioria das plantas consegue absorver nutrientes minerais aplicados às suas folhas por aspersão, em um processo conhecido como adubação foliar. Em alguns casos, esse método tem vantagens agronômicas, em comparação à aplicação de nutrientes no solo. A adubação foliar pode reduzir o tempo de retardo entre a aplicação e a absorção pela planta, o que poderia ser importante durante uma fase de crescimento rápido. Ela também pode contornar o problema de restrição de absorção de um nutriente do solo. Por exemplo, a aplicação foliar de nutrientes minerais, como ferro, manganês e cobre, pode ser mais eficiente que a aplicação via solo, onde esses íons são adsorvidos às partículas do solo e, assim, estão menos disponíveis ao sistema de raízes. A absorção de nutrientes pelas folhas é mais eficaz quando a solução de nutrientes é aplicada à folha como uma película fina. A produção de uma película fina com frequência requer que as soluções de nutrientes sejam suplementadas com substâncias surfactantes, como o detergente Tween 80 ou os surfactantes organossiliconados desenvolvidos recentemente, que reduzem a tensão superficial. O movimento dos nutrientes para o interior da planta parece envolver a difusão pela cutícula e a absorção pelas células foliares, embora a absorção através da fenda estomática também possa ocorrer. Para que a aplicação foliar de nutrientes seja bem-sucedida, os danos às folhas devem ser minimizados. Se a aspersão for aplicada em um dia quente, quando a evaporação é alta, os sais podem se acumular na superfície foliar e provocar queimadura ou ressecamento. A aplicação em dias frescos ou à tardinha ajuda a aliviar esse problema. A adição de calcário na aspersão diminui a solubilidade de muitos nutrientes e limita a toxicidade. A aplicação foliar tem-se mostrado economicamente bem-sucedida, sobretudo em culturas arbóreas e lianas, como as videiras, mas ela também é usada com cereais. Os nutrientes aplicados às folhas podem salvar um pomar ou um vinhedo, quando os nutrientes aplicados ao solo forem de correção muito lenta. No trigo (Triticum aestivum), o nitrogênio

aplicado às folhas durante os estágios tardios de crescimento melhora o conteúdo proteico das sementes. Solo, raízes e microrganismos O solo é física, química e biologicamente complexo. Ele é uma mistura heterogênea de substâncias distribuídas em fases sólidas, líquida e gasosa (ver Capítulo 4). Todas essas fases interagem com os nutrientes minerais. As partículas inorgânicas da fase sólida fornecem um reservatório de poCapítulo 5 e Nutrição Mineral 131 tássio, fósforo, cálcio, magnésio e ferro. Também associados a essa fase sólida estão os compostos orgânicos constituídos de nitrogênio, fósforo e enxofre, entre outros elementos. A fase líquida constitui a solução do solo que é retida em poros entre as suas partículas. Ela contém íons minerais dissolvidos e serve como o meio para o movimento deles até a superfície da raiz. Gases como oxigênio, dióxido de carbono e nitrogênio estão dissolvidos na solução do solo, mas as raízes fazem as trocas gasosas com o solo predominantemente através dos espaços de ar entre as suas partículas. De um ponto de vista biológico, o solo constitui-se em um ecossistema diversificado no qual as raízes das plantas e microrganismos interagem. Muitos microrganismos desempenham papéis-chave na liberação (mineralização) de nutrientes de fontes orgânicas, alguns dos quais se tornam, então, diretamente disponíveis para as plantas. Sob algumas condições do solo, microrganismos de vida livre competem com as plantas por esses nutrientes minerais. Por outro lado, alguns microrganismos especializados, incluindo fungos micorrízicos e bactérias fixadoras de nitrogênio, podem formar alianças com as plantas (simbioses) para benefício mútuo. Nesta seção, discute-se a importância das propriedades do solo, da estrutura da raiz e das relações simbióticas micorrízicas para a nutrição mineral das plantas. O Capítulo 13 abordará as relações simbióticas de plantas com bactérias fixadoras de nitrogênio. Partículas de solo negativamente carregadas afetam a adsorção dos nutrientes minerais As partículas de solo, tanto inorgânicas quanto orgânicas, têm cargas predominantemente negativas em suas superfícies. Muitas partículas inorgânicas de solo constituem redes cristalinas. Essas redes são arranjos tetraédricos das formas catiônicas de alumínio (Al”) e silício (Si”) ligadas a átomos de oxigênio, formando, assim, aluminatos e silicatos. Quando cátions de menor carga substituem o Al”* e o Si”, as partículas inorgânicas de solo ficam negativamente carregadas. As partículas orgânicas do solo originam-se de plantas mortas, animais

e microrganismos que os microrganismos do solo decompuseram em vários graus. As cargas superficiais negativas das partículas orgânicas resultam da dissociação de íons hidrogênio de grupos ácidos carboxílicos e fenólicos presentes nesse componente do solo. A maioria dos solos do mundo é composta de agregados formados de partículas orgânicas e inorgânicas. Os solos são classificados pelo tamanho das partículas: e A brita consiste em partículas maiores que 2 mm. * Aareia grossa consiste em partículas entre 0,2 e 2 mm. * Aareia fina consiste em partículas entre 0,02 e 0,2 mm. * Ossilte consiste em partículas entre 0,002 e 0,02 mm. * A argila consiste em partículas menores do que 0,002 mm (2 um). Os materiais argilosos que contêm silicatos são ainda divididos em três grandes grupos — caulinita, ilita e montmorilonita — com base em diferenças em suas proprieda

 TABELA 5.5 Comparação das propriedades dos três principais tipos de argilossilicatos encontrados no solo Montmorilonita 0,01-1,0 Propriedade Tamanho (um) Forma Flocos irregulares Coesão Alta Capacidade de embebição Alta Capacidade de troca catiônica 80-100 (miliequivalentes 100 9) Fonte: De Brady, 1974. des estruturais e físicas (Tabela 5.5). O grupo caulinita em geral é encontrado em solos bem intemperizados, os grupos montmorilonita e ilita são encontrados em solos menos intemperizados. Cátions minerais como amônio (NH,) e potássio (Kº) são adsorvidos às cargas superficiais negativas das partículas inorgânicas e orgânicas ou adsorvidos dentro das redes formadas pelas partículas do solo. Essa adsorção de cátions é um fator importante na fertilidade do solo. Os cátions minerais adsorvidos sobre a superfície das partículas do solo não são facilmente lixiviados quando o solo é infiltrado pela água e, portanto, proporcionam uma reserva de nutrientes disponível para as raízes. Os nutrientes minerais adsorvidos dessa maneira podem ser substituídos por outros cátions em um processo conhecido como troca catiônica (Figura 5.6). O grau com que um solo pode adsorver ou trocar íons* é denominado capacidade de troca catiônica (CTC) e é altamente dependente do tipo de solo. Um solo com capacidade mais alta de troca de cátions em geral tem uma maior reserva de nutrientes minerais. Os ânions minerais como nitrato (NO; e cloreto (CI) tendem a ser repelidos pela carga negativa na superfície das partículas do solo e permanecem dissolvidos na solução do solo. Assim, a capacidade de troca aniônica da maioria dos solos agrícolas é pequena quando comparada com a capacidade de troca catiônica. O nitrato, em particular, permanece móvel na solução do solo, onde é suscetível à lixiviação pela água que se movimenta pelo solo. Os íons fosfato (H,PO,) podem se ligar às partículas de solo contendo alumínio ou ferro, pois os íons ferro e alumínio carregados positivamente (Fe”, Fe? e AL? estão associados a grupos hidroxila (OH”) que são trocados por fosfato. Os íons fosfato também reagem fortemente com Ca?, Fe” e AIº*, formando compostos inorgânicos *N. de T. Na verdade, quando se refere à capacidade do solo de trocar íons, como foi descrito no texto, caracteriza-se a capacidade de troca iônica do solo (cátions + ânions). Entretanto, como ocorre uma adsorção muito maior de

cátions do que de ânions à superfície das partículas do solo, devido ao predomínio de cargas negativas nessas superfícies, o componente principal dessa capacidade de troca iônica é a capacidade de troca catiônica. Tipo de argila Ilita Caulinita 0,1-2,0 0,1-5,0 Flocos irregulares Cristais hexagonais Média Baixa Média Baixa 15-40 3-15 insolúveis. Como resultado, o fosfato com frequência é ligado fortemente em baixo ou em alto pH (ver Figura 5.5), e sua falta de mobilidade e disponibilidade no solo pode limitar o crescimento vegetal. A formação de simbioses micorrízicas (que discutiremos mais adiante nesta seção) ajuda a superar essa falta de mobilidade. Adicionalmente, as raízes de algumas plantas, como o tremoço-branco (Lupinus albus) e membros da família Proteaceae (p. ex. Macadamia, Banskia, Protea), secretam grandes quantidades de ânions orgânicos ou prótons para o solo que liberam o fosfato de fosfatos de ferro, alumínio e cálcio. Sulfato (SO,?), na presença de Ca?*, forma gesso (CaSO,). O gesso é apenas levemente solúvel, mas libera sulfato suficiente para sustentar o crescimento vegetal. A maioria dos solos não ácidos contém quantidades substanciais de Ca"; em consequência, a mobilidade do sulfato nesses solos é baixa, de modo que o sulfato não é altamente suscetível à lixiviação. a de solo (9) (15) Figura 5.6 Princípio da troca catiônica sobre a superfície de uma partícula de solo. Cátions são adsorvidos sobre a superfície de uma partícula de solo porque essa superfície é carregada negativamente. A adição de um cátion, como o potássio (K*), ao solo pode deslocar outro cátion, como o cálcio (Ca?*), da superfície da partícula de solo e torná-lo disponível para a absorção pelas raízes.

O pH do solo afeta a disponibilidade de nutrientes, os microrganismos do solo e o crescimento das raízes A concentração de íons hidrogênio (pH) é uma propriedade importante dos solos porque afeta o crescimento das raízes e os microrganismos neles presentes. O crescimento das raízes geralmente é favorecido em solos levemente ácidos, com valores de pH entre 5,5 e 6,5. Os fungos em geral predominam em solos ácidos (pH abaixo de 7); as bactérias tornam-se mais abundantes em solos alcalinos (pH superior a 7). O pH determina a disponibilidade dos nutrientes do solo (ver Figura 5.5). A acidez promove a intemperização de rochas, que libera K', Mg", Ca"! e Mn" e aumenta a solubilidade de carbonatos, sulfatos e fosfatos. O aumento da solubilidade de nutrientes eleva suas disponibilidades para as raízes à medida que as concentrações aumentam na solução do solo. Os principais fatores que baixam o pH do solo são a decomposição da matéria orgânica, a assimilação de amônio pelas plantas e pelos microrganismos e a quantidade de chuva. O dióxido de carbono é produzido como resultado da decomposição de matéria orgânica e se equilibra com a água do solo conforme a seguinte reação: CO, + H,0 o H' + HCO; Isso libera íons hidrogênio (H9, diminuindo o pH do solo. A decomposição microbiana da matéria orgânica também produz amônia/amônio (NH,/ NH," e sulfeto de hidrogênio (H,S), que podem ser oxidados no solo, formando os ácidos fortes ácido nítrico (HNO,) e ácido sulfúrico (H,SO,), respectivamente. À medida que absorvem íons amônio do solo e os assimilam em aminoácidos, as raízes geram íons hidrogênio que elas excretam no solo circundante (ver Capítulo 13). Os íons hidrogênio podem deslocar K*, Mg?, Ca?* e Mn?* das superfícies das partículas do solo. A lixiviação pode, então, remover esses íons das camadas superiores do solo, deixando o solo mais ácido. Por outro lado, a intemperização de rochas em regiões mais áridas libera K*, Mg", Ca?! e Mn?* para o solo, mas, devido à baixa pluviosidade, esses íons não são lixiviados das camadas superiores do solo e este permanece alcalino. O excesso de íons minerais no solo limita o crescimento das plantas Quando íons minerais estão presentes em excesso no solo, este é denominado salino. Os solos podem inibir o crescimento vegetal se os íons minerais alcançarem concentrações que limitem a disponibilidade de água ou excederem os níveis adequados para determinado nutriente (ver Capítulo 24). Cloreto de

sódio e sulfato de sódio são os sais mais comuns em solos salinos. O excesso de íons minerais no solo pode ser um fator de grande importância em regiões áridas e semiáridas, pois a precipitação é insuficiente para lixiviá-los das camadas de solo junto à superfície. A agricultura irrigada promove a salinização dos solos caso a quantidade de água aplicada seja insuficiente para Capítulo 5 e Nutrição Mineral 133 lixiviar o sal abaixo da zona de raízes. A água de irrigação pode conter 100 a 1.000 g de íons minerais por metro cúbico. Uma cultura requer em média cerca de 10.000 mº de água por hectare. Consequentemente, 1.000 a 10.000 kg de íons minerais por hectare podem ser adicionados ao solo por cultura vegetal, e, ao longo de um número de estações de crescimento, altas concentrações de íons minerais podem acumular-se no solo. Em solos salinos, as plantas enfrentam o estresse salino. Enquanto muitas plantas são afetadas de maneira adversa pela presença de níveis relativamente baixos de sal, outras podem sobreviver (plantas tolerantes ao sal) ou mesmo prosperar (halófitas) em níveis elevados de sal. Os mecanismos pelos quais as plantas toleram a alta salinidade são complexos (ver Capítulo 24), envolvendo síntese molecular, indução enzimática e transporte de membrana. Em algumas espécies vegetais, os íons minerais em excesso não são absorvidos, sendo excluídos pelas raízes; em outras, eles são absorvidos, mas são excretados pela planta por glândulas de sal presentes nas folhas. Para impedir o acúmulo tóxico de íons minerais no citosol, muitas plantas sequestram esses íons no vacúolo. Esforços estão em curso para conferir tolerância ao sal em espécies de culturas sensíveis a ele, utilizando tanto o melhoramento clássico de plantas como a biotecnologia, conforme detalhado no Capítulo 24. Outro problema importante relacionado ao excesso de íons minerais é a acumulação de metais pesados no solo, que pode causar toxicidade severa em plantas, assim como em seres humanos (ver Ensaio 5.2 na internet). Esses metais pesados incluem zinco, cobre, cobalto, níquel, mercúrio, chumbo, cádmio, prata e cromo. Algumas plantas desenvolvem sistemas de raízes extensos A capacidade das plantas de obter água e nutrientes minerais do solo está relacionada à capacidade delas de desenvolver um sistema de raízes extenso e várias outras características, como a capacidade de secretar ânions inorgânicos ou desenvolver simbioses micorrízicas. No final da década de 1930, H. J. Dittmer examinou o sistema de raízes de um único indivíduo de centeio depois de 16

semanas de crescimento. Ele estimou que a planta tivesse 13 milhões de eixos de raízes primárias e laterais, estendendo-se mais de 500 km em comprimento e proporcionando uma área superficial de 200 m”. Essa planta também tinha mais de 10"º pelos nas raízes, proporcionando 300 m? adicionais de área de superfície. A área superficial total de raízes de uma única planta de centeio equivalia âquela de uma quadra de basquetebol profissional. Outras espécies de plantas podem não desenvolver tais sistemas de raízes extensos, o que pode limitar sua capacidade de absorção e aumentar a sua dependência da simbiose micorrízica (discutido a seguir). No deserto, as raízes de plantas do gênero Prosopis podem atingir uma profundidade superior a 50 m para alcançar a água subterrânea.
Plantas cultivadas anuais

 entre 0,1 e 2,0 m em profundidade e se estendem lateralmente a distâncias de 0,3 a 1,0 m. Em pomares, os sistemas de raízes principais de árvores plantadas com espaçamento de 1 m entre si atingem um comprimento total de 12 a 18 km por árvore. A produção anual de raízes em ecossistemas naturais pode facilmente ultrapassar a de partes aéreas, de modo que, em muitos casos, as porções aéreas de uma planta representam apenas "a ponta do iceberg". No entanto, realizar observações de sistemas de raízes é difícil e normalmente requer técnicas especiais (ver Tópico 5.2 na internet). As raízes das plantas podem crescer continuamente ao longo do ano se as condições forem favoráveis. Sua proliferação, no entanto, depende da disponibilidade de água e nutrientes no microambiente que as circunda, a chamada rizosfera. Se a rizosfera for pobre em nutrientes ou muito seca, o crescimento das raízes é lento. À medida que as condições na rizosfera melhoram, o crescimento das raízes aumenta. Se a fertilização e a irrigação fornecerem nutrientes e água em abundância, o crescimento das raízes poderá não acompanhar o da parte aérea. O crescimento vegetal sob tais condições torna-se limitado por carboidratos, e um sistema de raiz relativamente pequeno satisfaz as necessidades de nutrientes da planta inteira. Em culturas nas quais colhemos as partes aéreas, a fertilização e a irrigação causam uma maior alocação de recursos para o caule, folhas e estruturas reprodutivas do que para as raízes, e esse desvio no padrão de alocação com frequência resulta em maiores produtividades. Os sistemas de raízes diferem na forma, mas se baseiam em estruturas comuns A forma do sistema de raízes difere muito entre as espécies vegetais. Em monocotiledôneas, o desenvolvimento das raízes começa com a emergência de três a seis eixos de raízes primárias (ou seminais) a partir da semente em germinação. À medida que cresce, a planta estende novas raízes (A) Solo seco (B) Solo irrigado 30 cm Transporte e Translocação de Água e Solutos adventícias, chamadas de raízes nodais ou raízes-escora. Com o passar do tempo, os eixos de raiz primários e nodais crescem e se ramificam extensamente, formando um complexo sistema de raízes fasciculado (Figura 5.7). Nos sistemas fasciculados, todas as raízes em geral têm o mesmo diâmetro (exceto quando as condições ambientais ou interações com patógenos modificam sua estrutura), de modo que é impossível

distinguir um eixo de raiz principal. Diferentemente das monocotiledôneas, as dicotiledôneas desenvolvem sistemas de raízes com um eixo principal único, denominado raiz pivotante, que pode engrossar como resultado da atividade cambial (crescimento secundário). Desse eixo principal desenvolvem-se raízes laterais, formando um sistema de raízes extensamente ramificado (Figura 5.8). O desenvolvimento do sistema de raízes tanto em monocotiledôneas quanto em dicotiledôneas depende da atividade do meristema apical e da produção de meristemas de raízes laterais. A Figura 5.9 é um diagrama geral da região apical da raiz de uma planta e identifica três zonas de atividade: meristemática, de alongamento e de maturação. Na zona meristemática, as células dividem-se em direção à base da raiz, para formar células que se diferenciam em tecidos da raiz funcional, e em direção ao ápice da raiz, para formar a coifa. A coifa protege as delicadas células meristemáticas à medida que a raiz se expande no solo. Ela geralmente secreta um material gelatinoso chamado mucigel, que envolve o ápice da raiz. A função precisa do mucigel não é bem conhecida, mas ele pode proporcionar lubrificação que facilita a penetração da raiz no solo, proteger o ápice da raiz de dessecação, promover a transferência de nutrientes à raiz e afetar interações entre a raiz e os microrganismos do solo. A coifa é essencial para a percepção da gravidade, sinal que direciona o crescimento das raízes para baixo. Esse processo é conhecido como resposta gravitrópica (ver Capítulo 18). A divisão celular no ápice da raiz é relativamente lenta; assim, essa região é denominada centro quiescente. Após algumas gerações de divisões celulares lentas, células da raiz deslocadas cerca de 0,1 mm do ápice começam a se dividir mais rapidamente. A divisão celular novamente vai diminuindo cerca de 0,4 mm do ápice, e as células expandem-se igualmente em todas as direções. A zona de alongamento começa a 0,7 a 1,5 mm do ápice (ver Figura 5.9). Nessa zona, as células alongam-se rapidamente e passam por uma série final de divisões, produzindo um anel central de células denominado endoFigura 5.7 Sistemas de raízes fasciculados de trigo (uma monocotiledônea). (A) Sistema de raízes de uma planta madura (3 meses de idade) de trigo crescendo em solo seco. (B) Sistema de raízes de uma planta madura de trigo crescendo em solo irrigado. É visível que a morfologia do sistema de raízes é afetada pela quantidade de água presente no solo. Em um sistema de raízes fasciculado maduro, Os

eixos primários são indistinguíveis. (De Weaver, 1926.)

(A) Beterraba (B) Alfafa Ed DER ul) e o iai q Ny ' tai dh n] Mm q E ACAM)) apita (ta Um 30 cm Figura 5.8 Sistema de raízes pivotante de duas dicotiledôneas adequadamente irrigadas: beterraba (A) e alfafa (B). O sistema de raízes da beterraba é típico de 5 meses de crescimento; o sistema de raízes da alfafa é típico de 2 anos de crescimento. Em ambas as dicotiledôneas, o sistema de raízes mostra um eixo vertical principal. No caso da beterraba, a porção superior do sistema de raízes pivotante é engrossada devido à sua função como órgão de armazenagem. (De Weaver, 1926.) derme. As paredes dessa camada de células endodérmicas tornam-se espessadas. Suberina é depositada sobre as paredes radiais e transversais das células endodérmicas, formando a estria de Caspary, uma estrutura hidrofóbica que impede o movimento apoplástico de água ou solutos através da raiz (ver Figura 4.4). A endoderme divide a raiz em duas regiões: o córtex,* para fora, e o estelo, para dentro. O estelo contém os sistemas condutores da raiz: o floema, que transporta metabólitos da parte aérea para a raiz e para frutos e sementes, e o xilema, que transporta água e solutos para a parte aérea. *N. de R.T. A endoderme, de fato, é a camada mais interna do córtex. Capítulo 5 e Nutrição Mineral 135 O floema desenvolve-se mais rápido que o xilema, evidenciando o fato de que a função do floema é crucial junto ao ápice da raiz. Grandes quantidades de carboidratos devem fluir pelo floema em direção às zonas apicais em crescimento para sustentar a divisão e o alongamento celulares. Os carboidratos proporcionam às células em rápido crescimento uma fonte de energia e esqueletos de carbono necessários para a síntese de compostos de carbono. Açúcares de seis carbonos (hexoses) também atuam como solutos osmoticamente ativos nos tecidos das raízes. No ápice da raiz, onde o floema ainda não está desenvolvido, o movimento de carboidratos depende do transporte simplástico e é relativamente lento. As baixas taxas de divisão celular no centro quiescente podem resultar do Zona de maturação N Parênquima cortical Rá com estria de Caspary Zona de alongamento A Região de rápida divisão celular NO Centro quiescente (poucas divisões celulares) Zona meristemática A Figura 5.9 Representação diagramática de um corte longitudinal da região apical da raiz. As células meristemáticas estão localizadas próximas ao ápice da raiz. Essas células geram a coifa e os tecidos superiores da raiz. Na zona de alongamento, as células diferenciam-se para

produzir xilema, floema e córtex. Os pelos da raiz, formados em células epidérmicas, aparecem primeiro na zona de maturação.

136 Unidadel fato de que os carboidratos chegam em quantidades insuficientes a essa região centralmente localizada ou que essa área é mantida em um estado oxidado. Os pelos das raízes, com suas grandes áreas de superfície para a absorção de água e solutos e para ancorar a raiz ao solo, aparecem primeiro na zona de maturação (ver Figura 5.9), na qual o xilema desenvolve a capacidade de transportar quantidades substanciais de água e solutos para a parte aérea. Áreas diferentes da raiz absorvem íons minerais distintos O ponto preciso de entrada dos minerais no sistema de raízes tem sido um tópico de considerável interesse. Alguns pesquisadores afirmam que os nutrientes são absorvidos somente nas regiões apicais dos eixos ou ramificações das raízes; outros afirmam que os nutrientes são absorvidos ao longo de toda a superfície da raiz. Evidências experimentais sustentam as duas possibilidades, dependendo da espécie vegetal e do nutriente sob investigação: * A absorção de íons cálcio pela cevada (Hordeum vulgare) parece ser restrita à região apical. * Ferro pode ser absorvido tanto na região apical, como em cevada e outras espécies, quanto ao longo de toda a superfície da raiz, como em milho. e Íons potássio, nitrato, amônio e fosfato podem ser absorvidos livremente em todos os locais da superfície da raiz, mas no milho a zona de alongamento tem as taxas máximas de acumulação de íons potássio e de absorção de nitrato. * Em milho e arroz e em espécies de áreas úmidas (iweHands), o ápice da raiz absorve amônio mais rapidamente que a zona de alongamento. A absorção de amônio e nitrato por coníferas varia significativamente em diferentes regiões da raiz e pode ser influenciada pelas taxas de crescimento e maturação desse órgão. * Em várias espécies, o ápice e os pelos da raiz são os mais ativos na absorção de fosfato. Para espécies com pelos fracamente desenvolvidos, hifas de fungos micorrízicos arbusculares podem desempenhar um papel significativo na absorção de fosfato e outros nutrientes, e o desenvolvimento dessa simbiose pode mudar as regiões da raiz envolvidas na absorção. As altas taxas de absorção de nutrientes nas zonas apicais da raiz resultam da forte demanda nesses tecidos e da disponibilidade relativamente alta de nutrientes no solo que as circunda. Por exemplo, o alongamento celular depende do acúmulo de nutrientes como potássio, cloro e nitrato para aumentar a pressão osmótica dentro das células (ver Capítulo 14). O amônio é a fonte

preferencial de nitrogênio para sustentar a divisão celular no meristema, pois os tecidos meristemáticos são, com frequência, limitados na disponibilidade de carboidratos e porque a assimilação de amônio em compostos orgânicos nitrogenados consome menos energia que a assimilação de nitrato (ver Capítulo 13). O ápice e os e Transporte e Translocação de Água e Solutos pelos da raiz crescem em solo inexplorado, onde os nutrientes ainda não foram esgotados. Dentro do solo, os nutrientes podem se mover em direção à superfície da raiz tanto por fluxo de massa quanto por difusão (ver Capítulo 3). No fluxo de massa, os nutrientes são carregados pela água que se move do solo em direção às raízes. A quantidade de nutrientes fornecida às raízes por fluxo de massa depende da taxa de fluxo de água pelo solo em direção à planta, a qual depende das taxas de transpiração e das concentrações de nutrientes na solução do solo. Quando tanto a taxa de fluxo de água quanto as concentrações de nutrientes na solução do solo são altas, o fluxo de massa pode desempenhar um importante papel no suprimento de nutrientes. Como consequência, nutrientes altamente solúveis como o nitrato são largamente transportados por fluxo de massa, mas esse processo é menos importante para nutrientes com baixa solubilidade, como íons fosfato e zinco. Na difusão, os nutrientes minerais movem-se de uma região de maior concentração para um local de menor concentração. A absorção de nutrientes reduz as concentrações de nutrientes na superfície da raiz, gerando gradientes de concentração na solução do solo que a circunda. A difusão de nutrientes a favor de seu gradiente de concentração, junto com o fluxo de massa resultante da transpiração, pode aumentar a disponibilidade de nutrientes na superfície da raiz. Quando a taxa de absorção de um nutriente pelas raízes é alta e a concentração do nutriente na solução do solo é baixa, o fluxo de massa pode suprir somente uma pequena fração da necessidade nutricional total. Sob essas condições, a absorção do nutriente torna-se independente das taxas transpiratórias da planta, e as taxas de difusão limitam o movimento do nutriente para a superfície da raiz. Quando a difusão é demasiadamente baixa para manter concentrações elevadas de nutrientes nas proximidades da raiz, forma-se uma zona de esgotamento de nutrientes adjacente à superfície da raiz (Figura 5.10). Essa zona estende-se cerca de 0,2 a 2,0 mm da superfície da raiz, dependendo da mobilidade do nutriente no solo. A zona de esgotamento de nutrientes é

particularmente importante para o fosfato. A formação de uma zona de esgotamento informa algo importante sobre a nutrição mineral. Uma vez que as raízes esgotam o suprimento mineral na rizosfera, sua eficácia em extrair minerais do solo é determinada não só pela taxa pela qual elas podem remover nutrientes da solução do solo, mas por seu contínuo crescimento dentro do solo ainda inesgotado. Sem crescimento, as raízes rapidamente esgotariam o solo adjacente às suas superfícies. Portanto, uma obtenção ótima de nutrientes depende tanto da capacidade do sistema de raízes de absorção de nutrientes como de sua capacidade de crescer em direção ao solo inexplorado. A capacidade da planta para formar uma simbiose micorrízica também é crucial para a superação dos efeitos da zona de esgotamento, uma vez que as hifas do simbionte fúngico crescem além dessa zona.

Zonas de esgotamento Nível baixo de nutrientes, Concentração de nutrientes na solução do solo Distância da superfície da raiz Figura 5.10 Formação de uma zona de esgotamento de nutrientes na região do solo adjacente à raiz da planta. Uma zona de esgotamento se forma quando a taxa de absorção de nutrientes pelas células da raiz excede a taxa de reposição de nutrientes por fluxo de massa e por difusão na solução do solo. Esse esgotamento causa um decréscimo localizado na concentração de nutrientes na área adjacente à superfície da raiz. (De Mengel e Kirkby, 2001.) Essas estruturas fúngicas absorvem nutrientes distantes da raiz (até 25 em no caso de micorrizas arbusculares) e os translocam rapidamente para as raízes, superando a lenta difusão no solo. A disponibilidade de nutrientes influencia o crescimento da raiz As plantas, que têm mobilidade limitada na maior parte de suas vidas, devem lidar com alterações em seu ambiente local, uma vez que elas não podem afastar-se das condições desfavoráveis. Acima do solo, o nível de luz, a temperatura e a umidade podem flutuar substancialmente durante o dia e através do dossel, porém as concentrações de CO, e O, permanecem relativamente uniformes. Por outro 400 300 200 100 Biomassa de raiz (ug g! solo) Capítulo 5 e Nutrição Mineral 137 lado, o solo tampona as raízes de temperaturas extremas, mas as concentrações de CO, e O,, água e nutrientes são, no subsolo, extremamente heterogêneas, tanto espacial como temporalmente. Por exemplo, as concentrações de nitrogênio inorgânico no solo podem variar 1.000 vezes ao longo de uma distância de centímetros ou no decorrer de horas. Dada essa heterogeneidade, as plantas buscam as condições mais favoráveis ao seu alcance. As raízes percebem o ambiente do subsolo — por meio de gravitropismo, tigmotropismo, quimiotropismo e hidrotropismo — para orientar seu crescimento em direção aos recursos nele existentes. Algumas dessas respostas envolvem a auxina (ver Capítulo 18). A amplitude na qual as raízes proliferam dentro de uma mancha de solo varia com as concentrações de nutrientes (Figura 5.11). O crescimento de raízes é mínimo em solos pobres, pois elas se tornam limitadas pelos nutrientes. À medida que a disponibilidade de nutrientes no solo aumenta, as raízes proliferam. Onde os nutrientes do solo excedem uma concentração ideal, o crescimento de raiz pode tornar-se limitado por carboidratos e finalmente cessa. Com altas

concentrações de nutrientes no solo, umas poucas raízes — 3,5% do sistema de raiz no trigo de primavera e 12% na alface — são suficientes para suprir todos os nutrientes necessários, de modo que a planta pode diminuir a alocação de seus recursos para as raízes enquanto aumenta sua alocação para a parte aérea e estruturas reprodutivas. Essa alteração de recursos é um mecanismo pelo qual a fertilização estimula a produtividade das culturas. As simbioses micorrízicas facilitam a absorção de nutrientes pelas raízes Nossa discussão até agora tem se centrado na aquisição direta de elementos minerais pelas raízes, mas esse processo em geral é modificado pela associação de fungos micorrízicos ao sistema de raiz para formar uma micorriza (da palavra grega para “fungo” e “raiz”). A planta hospedeira supre os fungos micorrízicos associados a carboidratos e em retorno recebe nutrientes deles. Há evidências de que a tolerância à seca e a doenças também possa ser melhorada na planta hospedeira. Simbioses micorrízicas de dois tipos principais — micorrizas arbusculares e ectomicorrizas — são amplamente distribuídas na natureza, ocorrendo em cerca de 90% das espécies vegetais, incluindo a maioria das principais culturas. A maior parte, talvez 80%, é de micorrizas arbusculares, que são simbioses entre um filo de fungos recentemente descrito, Glomeromycota, e uma ampla gama de Figura 5.11. Biomassa de raiz como uma função de NH,* e NO; extraíveis no solo. A biomassa de raiz é mostrada (ug massa seca de raiz g! solo) em relação a NH,* e NO; extraíveis do solo (ug extraível Ng! solo) para tomateiro (Solanum lycopersicum cv T-5) crescendo em uma parcela irrigada não cultivada nos 2 anos anteriores. As cores enfatizam as diferenças entre biomassas, variando de baixas (roxo) a altas (vermelho). (De Bloom et al., 1993.)

 Sua importância em espécies herbáceas e em árvores frutíferas de muitos tipos torna as micorrizas arbusculares vitais para a produção agrícola, em particular em solos pobres em nutrientes. Esse é o tipo mais antigo de micorriza, ocorrendo em fósseis das primeiras plantas terrestres. Essa simbiose provavelmente foi importante para facilitar o estabelecimento vegetal sobre o solo há cerca de 450 milhões de anos, pois as primeiras plantas terrestres tinham órgãos subterrâneos pouco desenvolvidos. As simbioses ectomicorrízicas, ao contrário, evoluíram mais recentemente. Elas são formadas por muito menos espécies, notavelmente em árvores das famílias Pinaceae (pinheiros, lariços, abeto de Douglas), Fagaceae (faia, carvalho, castanheiro), Salicaceae (choupo, álamo), Betulaceae (bétula) e Mirtaceae (Eucalyptus). O parceiro fúngico pertence ou a Basidiomycota ou, menos frequentemente, a Ascomycota. Essas simbioses desempenham importantes papéis na nutrição de árvores e, portanto, na produtividade de vastas áreas de floresta boreal. Algumas espécies de plantas, em particular aquelas nas famílias Salicaceae (Salix [salgueiro] e Populus [choupo e álamo]) e Mirtaceae (Eucalyptus), podem formar tanto simbioses arbusculares como ectomicorrízicas. Outras espécies se mostraram incapazes de formar qualquer tipo de micorriza. Elas incluem membros das famílias Brassicaceae, como a couve (Brassica oleracea) e a planta-modelo Arabidopsis thaliana; Quenopodiaceae, como o espinafre (Spinacea oleracea), e Proteaceae, como a nogueira-macadâmia (Macadamia integrifolia). Certas práticas agriculturais podem reduzir ou eliminar a formação de micorrizas em plantas que normalmente as formam. Essas práticas incluem a inundação (o arroz irrigado não forma micorrizas, enquanto o arroz de terras altas — arroz de sequeiro — forma), a perturbação extensiva do solo causada pela aração, a aplicação de altas concentrações de fertilizantes e, evidentemente, a fumigação e a aplicação de alguns fungicidas. Tais práticas podem diminuir a produtividade em culturas como o milho, que são muito dependentes de micorrizas para a absorção de nutrientes. Micorrizas também não se formam em cultivo em solução ou em cultivo hidropônico. Todavia, para a maioria das plantas, a formação de micorrizas é a situação normal e a condição sem micorrizas é essencialmente um artefato, provocado

por determinadas práticas agrícolas. As micorrizas modificam o sistema de raízes da planta e influenciam a obtenção de nutrientes minerais por ela, mas o modo como elas fazem isso varia entre os tipos. Fungos micorrízicos arbusculares desenvolvem, fora da raiz de seu hospedeiro, um sistema altamente ramificado (micélio) de hifas (estruturas filamentosas finas de 2 a 10 pm de diâmetro) que explora o solo (Figura 5.12). Diferentes fungos micorrízicos arbusculares variam consideravelmente em sua distância e intensidade de exploração do solo, mas a transferência de fosfato a 25 cm de distância da raiz foi medida. O micélio também auxilia a Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 5.12 Visualização do micélio extrarradical de Glomus mosseae expandindo-se a partir de raízes colonizadas de Prunus cerasifera. A frente de avanço do micélio extrarradical é indicada pelas pontas de setas, e as raízes da planta, por uma seta. Observe as diferenças nos comprimentos e nos diâmetros das raízes e das hifas. (De Smith e Read, 2008.) estabilizar agregados de partículas do solo, melhorando a sua estrutura. As hifas estendem-se no solo bem além da zona de esgotamento que se desenvolve em volta da raiz e, portanto, podem absorver um nutriente imóvel como o fosfato além dessa zona. As hifas também penetram nos poros do solo que são muito mais estreitos do que aqueles disponíveis para as raízes. A raiz da planta hospedeira de micorrizas arbusculares mostra-se quase igual a uma raiz não micorrízica, e a presença dos fungos somente pode ser detectada por coloração e microscopia. As hifas dos fungos micorrízicos arbusculares crescidas a partir de esporos no solo ou raízes de outras plantas penetram a epiderme da raiz e colonizam o parênquima cortical, estendendo-se através dos espaços intercelulares e invadindo as células corticais para formar tanto estruturas altamente ramificadas denominadas arbúsculos (colonização tipo Arum; Figura 5.134) quanto complexas hifas enoveladas (colonização tipo Paris; Figura 5.13B). Os fungos são restritos ao parênquima cortical e nunca penetram a endoderme ou colonizam o estelo da raiz. Essas estruturas aumentam a área de contato entre os simbiontes e permanecem rodeadas por uma membrana da planta que participa na transferência de nutrientes do fungo para as células vegetais. O processo de penetração é geneticamente controlado por uma rota que milhões e milhões de anos mais tarde foi parcialmente cooptada para a colonização de raízes de leguminosas por bactérias fixadoras de nitrogênio (ver

Capítulo 13). O fosfato é liberado pelos fungos diretamente no córtex da raiz. Depois de exportado dos arbúsculos ou novelos fúngicos, esse fosfato é absorvido pelas células vegetais. Alguns dos conjuntos de transportadores de fosfato vegetais (ver Capítulo 6) são específica ou preferencial

(A) Endoderme Floema E ai Epiderme ce 4 Hifa externa Arbúsculo Vesícula Pelo da raiz" Parênquima cortical Figura 5.13 Representação diagramática das duas principais formas de colonização micorrízica arbuscular do parênquima cortical. (A) Colonização tipo Arum, caracterizada pela formação de arbúsculos intracelulares, altamente ramificados nas células cortimente expressos somente nas membranas vegetais que envolvem os arbúsculos ou novelos no córtex da raiz e não são expressos em raízes não micorrízicas. Os transportadores desempenham um papel-chave na transferência de fosfato do fungo para a planta. As hifas de fungos micorrízicos arbusculares têm capacidade de crescimento constante, absorção altamente eficiente, translocação e transferência rápida de nutrientes, como o fosfato, para as células da raiz. Isso significa que elas conseguem explorar o solo muito mais efetivamente e com menores recursos do que as raízes não micorrízicas. Em um grande número de espécies de plantas, a resposta à colonização por fungos micorrízicos arbusculares é o aumento da absorção de fosfato e, portanto, do crescimento, em especial quando o fósforo no solo é pouco disponível. Uma grande diversidade de respostas foi observada, variando desde respostas muito positivas até zero ou mesmo respostas negativas. A explicação convencional para as respostas negativas é que o fungo consome carboidratos em excesso e é incapaz de fornecer quantidades adequadas de nutrientes para a planta. Entretanto, os fungos permanecem ativos na liberação de fosfato, enquanto, ao mesmo tempo, decresce a quantidade de fosfato que é absorvida diretamente através da epiderme da raiz. A ausência de resposta positiva pode, portanto, derivar de uma "linha cruzada" entre os simbiontes vegetais e fúngicos que interfere no modo de absorção de nutrientes pelas raízes. Alta disponibilidade de fosfato no solo tende a diminuir o efeito estimulador que a formação de micorriza arbuscular tem sobre a absorção de fósforo pela planta, o crescimento e a produtividade, mas ainda não 139 Capítulo 5 e Nutrição Mineral (B) Hifa intracelular Vesícula Novelo de hifa Novelo arbuscular cais da raiz. (B) Colonização tipo Paris, caracterizada pela formação de novelos intracelulares de hifas nas células corticais da raiz, alguns dos quais (chamados de novelos arbusculares) portam pequenos arbúsculos semelhantes a ramos. há evidência pertinente do controle específico pela planta da

colonização fúngica e da atividade pelo fosfato. Aproveitar a simbiose micorrízica arbuscular para otimizar a nutrição de culturas vegetais à medida que os fertilizantes se tornam cada mais dispendiosos dependerá da compreensão de como os parceiros simbióticos interagem para influenciar a obtenção de nutrientes. No momento, os fungos micorrízicos arbusculares são conhecidos pela importância na absorção de nutrientes imóveis, como o fosfato e o zinco. Seu papel em aumentar a absorção de nitrogênio ainda precisa ser comprovado. Raízes colonizadas por simbiose ectomicorrízica podem ser claramente distinguidas de raízes não micorrízicas; elas crescem mais lentamente e com frequência parecem mais grossas e altamente ramificadas. Os fungos tipicamente formam uma espessa bainha, ou manto, de micélio em volta das raízes, e algumas hifas penetram entre as células epidérmicas e, às vezes (no caso de coníferas), as células corticais (Figura 5.14). As células da raiz propriamente ditas não são penetradas pelas hifas fúngicas, mas, em vez disso, são circundadas por uma rede de hifas chamada de rede de Hartig; essa rede proporciona uma grande área de contato entre os simbiontes, que está envolvida na transferência de nutrientes. O micélio também se estende no solo além da bainha compacta, onde ele está presente como hifas individuais, massas achatadas de micélio (mycelial fans) (Figura 5.15) ou cordões miceliais (mycelial strands). As massas achatadas de micélio, em particular, desempenham importantes papéis na obtenção de nutrientes do solo, em especial matéria orgânica.

140 Unidade | cortical 100 um Figura 5.14 Representação diagramática de uma secção longitudinal de uma raiz ectomicorrízica. As hifas fúngicas (mostradas em marrom) formam um denso manto sobre a superfície da raiz e penetram entre as células epidérmicas, ou entre as células epidérmicas e corticais, para formar a rede de Hartig. As hifas também crescem extensamente no solo, formando um denso micélio e/ou cordões miceliais. (De Rovira et al., 1983.) Fungos ectomicorrízicos produzem muitos dos cogumelos venenosos, bufas-de-lobo e trufas encontradas nas florestas. Com frequência, a quantidade de micélio é tão excessiva que sua massa total é muito maior do que aquela das raízes propriamente ditas. O arranjo e as atividades bioquímicas das estruturas do fungo em relação aos tecidos da raiz determinam importantes aspectos na obtenção de nutrientes por raízes ectomicorrízicas e na forma na qual os nutrientes passam do fungo para a planta. Além disso, todos os nutrientes do solo devem passar pelo manto recobrindo a epiderme da raiz antes de alcançar as células da raiz propriamente ditas, dando ao fungo um importante papel na absorção de todos os nutrientes da solução do solo, incluindo fosfato e formas inorgânicas de nitrogênio (nitrato e amônio). Em que extensão os fungos estão realmente envolvidos na absorção de nitrogênio inorgânico e em que extensão eles podem competir com as raízes quando o suprimento de nitrogênio é escasso são assuntos de pesquisa atual. O micélio que se desenvolve no solo prolifera amplamente em manchas de matéria orgânica (ver Figura 5.15). As hifas têm uma notável capacidade de converter nitrogênio orgânico insolúvel e fósforo em formas solúveis e de passar esses nutrientes para as plantas. Desse modo, os fungos ectomicorrízicos possibilitam que suas plantas hospedeiras acessem fontes orgânicas de nutrientes, evitando a competição com organismos mineralizadores de vida livre, e cresçam em solos florestais com altos teores de matéria orgânica que contêm quantidades muito pequenas de nutrientes inorgânicos. e Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 5.15 Plântula de pinheiro (Pinus) mostrando pequenas raízes micorrízicas (seta superior) colonizadas por um fungo ectomicorrízico e cultivada em uma câmara de observação em solo florestal. Observe as diferenças entre a fronte do denso micélio de hifas avançando em direção ao solo (pontas de seta) e cordões miceliais agregados (seta inferior).

(Cortesia de D. J. Read.) Os nutrientes movem-se entre os fungos micorrízicos e as células das raízes O movimento de nutrientes do solo via um fungo micorrízico para as células da raiz envolve complexa integração de estrutura e função tanto no simbionte fúngico como no vegetal. As interfaces onde fungo e planta estão justapostos são zonas cruciais para o transporte e são compostas de membranas plasmáticas dos dois organismos, mais quantidades variáveis de material de parede celular. Portanto, os movimentos de nutrientes do fungo para a planta estão potencialmente sob controle desses dois tipos de membranas e sujeitos ao processo regulatório de transporte descrito no Capítulo 6. O movimento de nutrientes do solo para a planta via um fungo micorrízico requer (no mínimo) a absorção de um nutriente do solo pelo fungo, a translocação a longa distância do nutriente através da hifa (e cordões miceliais, quando presentes), a liberação (ou o efluxo) do fungo para a zona apoplástica entre as duas membranas de interface e a absorção pela membrana plasmática da planta. Questões importantes a serem resolvidas incluem a forma do nutriente que é transferida e o mecanismo e a quantidade de transferências. Os mecanismos promotores do efluxo do fungo para a zona apoplástica interfacial são pouco conhecidos, mas a absorção na planta tem recebido mais atenção. No caso do fosfato, a etapa de absorção pela planta é um processo ativo exigindo energia e a presença de transportadores de fosfato

na membrana da planta envolvendo as estruturas fúngicas intracelulares, as quais são específica ou preferencialmente expressas quando as raízes são micorrízicas. A transferência de nitrogênio é mais complexa e mais controversa. Em ectomicorrizas, para as quais um papel importante na nutrição de nitrogênio na planta tem sido aceito há muito tempo, o nitrogênio orgânico pode mover-se do fungo para a planta, com a forma (glutamina, glutaCapítulo 5 e Nutrição Mineral 141 mina e alanina ou glutamato) variando conforme a distribuição de enzimas envolvidas na assimilação de nitrogênio inorgânico e a identidade dos simbiontes fúngicos e vegetais. Alguma transferência de nitrogênio como amônio ou amônia também pode ocorrer. Como mencionado anteriormente, o envolvimento de micorrizas arbusculares no incremento da absorção de nitrogênio e transferência para as plantas hospedeiras não está bem estabelecido. RESUMO As plantas são organismos autotróficos capazes de utilizar a energia do sol para sintetizar todos os seus componentes a partir de dióxido de carbono, água e elementos minerais. Embora os nutrientes minerais apresentem ciclagem contínua por todos os organismos, eles entram na biosfera predominantemente pelos sistemas de raízes das plantas. Depois de terem sido absorvidos pelas raízes, esses elementos são translocados para as diversas partes da planta, nas quais são utilizados em numerosas funções biológicas. Nutrientes essenciais, deficiências e distúrbios vegetais Estudos de nutrição vegetal mostram que elementos minerais específicos são essenciais para a vida das plantas (Tabelas 51, 5:2). Esses elementos são classificados como macronutrientes ou micronutrientes, dependendo das quantidades relativas encontradas nos tecidos vegetais (Tabela 5.1). Certos sintomas detectados visualmente são diagnósticos para deficiências em nutrientes específicos em plantas superiores. Os distúrbios nutricionais ocorrem porque os nutrientes têm papéis-chave nas plantas. Eles servem como componentes de compostos orgânicos, no armazenamento de energia, nas estruturas vegetais, como cofatores enzimáticos e nas reações de transferência de elétrons. * A nutrição mineral pode ser estudada pelo uso de cultivo em solução, a qual permite a caracterização das exigências de nutrientes específicos (Figura 5.2; Tabela 5.3). A análise do solo e dos tecidos vegetais pode fornecer informação sobre o status nutricional do sistema solo-planta e sugerir ações corretivas para

evitar deficiências ou toxicidades (Figura 5.4). Tratando deficiências nutricionais e Quando as culturas vegetais são cultivadas sob modernas condições de elevada produtividade, quantidades substanciais de nutrientes são removidas do solo. e Para evitar o desenvolvimento de deficiências, os nutrientes podem ser adicionados de volta ao solo na forma de fertilizantes, em particular nitrogênio, fósforo e potássio. e Fertilizantes que fornecem nutrientes em formas inorgânicas são chamados de fertilizantes químicos; aqueles que derivam de resíduos vegetais ou animais ou de depósitos naturais de rochas são considerados fertilizantes orgânicos. Nos dois casos, as plantas absorvem os nutrientes principalmente como íons inorgânicos. A maior parte dos fertilizantes é aplicada no solo, mas alguns são pulverizados sobre as folhas. Solo, raízes e microrganismos e O solo é um substrato complexo — física, química e biologicamente. O tamanho das partículas do solo e a sua capacidade de troca catiônica determinam a extensão na qual ele proporciona um reservatório para água e nutrientes (Tabela 5.5; Figura 5.6). O pH do solo também tem uma grande influência sobre a disponibilidade de elementos minerais para as plantas (Figura 5.5). Se elementos minerais, em especial sódio ou metais pesados, estiverem presentes em excesso no solo, o crescimento vegetal poderá ser afetado adversamente. Certas plantas são capazes de tolerar elementos minerais em excesso, e umas poucas espécies — por exemplo, halófitas, no caso do sódio — podem prosperar sob essas condições extremas. Para obter nutrientes do solo, as plantas desenvolvem extensos sistemas de raiz (Figuras 5.7, 5.8), formam simbioses com fungos micorrízicos e produzem ou secretam prótons ou ânions orgânicos no solo. As raízes esgotam continuamente os nutrientes do solo nas imediações em volta delas (Figura 5.10). A maioria das plantas tem a capacidade de formar simbioses com fungos micorrízicos. As finas hifas de fungos micorrízicos estendem o alcance das raízes no solo circundante e facilitam a obtenção de nutrientes (Figuras 5.12, 5.14, 5.15). As micorrizas arbusculares aumentam a absorção de nutrientes minerais, em particular fósforo, enquanto as ectomicorrizas desempenham um papel significativo na obtenção de nitrogênio de fontes orgânicas. Em contrapartida, as plantas fornecem carboidratos para os fungos micorrízicos.

RESUMO

As plantas são organismos autotróficos capazes de utilizar a energia do sol para sintetizar todos os seus componentes a partir de dióxido de carbono, água e elementos minerais. Embora os nutrientes minerais apresentem ciclagem contínua por todos os organismos, eles entram na biosfera predominantemente pelos sistemas de raízes das plantas. Depois de terem sido absorvidos pelas raízes, esses elementos são translocados para as diversas partes da planta, nas quais são utilizados em numerosas funções biológicas.

Nutrientes essenciais, deficiências e distúrbios vegetais

- Estudos de nutrição vegetal mostram que elementos minerais específicos são essenciais para a vida das plantas (**Tabelas 5.1, 5.2**).
- Esses elementos são classificados como macronutrientes ou micronutrientes, dependendo das quantidades relativas encontradas nos tecidos vegetais (**Tabela 5.1**).
- Certos sintomas detectados visualmente são diagnósticos para deficiências em nutrientes específicos em plantas superiores. Os distúrbios nutricionais ocorrem porque os nutrientes têm papéis-chave nas plantas. Eles servem como componentes de compostos orgânicos, no armazenamento de energia, nas estruturas vegetais, como cofatores enzimáticos e nas reações de transferência de elétrons.
- A nutrição mineral pode ser estudada pelo uso de cultivo em solução, a qual permite a caracterização das exigências de nutrientes específicos (**Figura 5.2; Tabela 5.3**).
- A análise do solo e dos tecidos vegetais pode fornecer informação sobre o *status* nutricional do sistema solo-planta e sugerir ações corretivas para evitar deficiências ou toxicidades (**Figura 5.4**).

Tratando deficiências nutricionais

- Quando as culturas vegetais são cultivadas sob modernas condições de elevada produtividade, quantidades substanciais de nutrientes são removidas do solo.
- Para evitar o desenvolvimento de deficiências, os nutrientes podem ser adicionados de volta ao solo na forma de fertilizantes, em particular nitrogênio, fósforo e potássio.
- Fertilizantes que fornecem nutrientes em formas inorgânicas são chamados de fertilizantes químicos; aqueles que derivam de resíduos vegetais ou animais ou de depósitos naturais de rochas são considerados fertilizantes orgânicos. Nos dois casos, as plantas absorvem os nutrientes principalmente como íons inorgânicos. A maior parte dos fertilizantes é aplicada no solo, mas alguns são pulverizados sobre as folhas.

Solo, raízes e microrganismos

- O solo é um substrato complexo – física, química e biologicamente. O tamanho das partículas do solo e a sua capacidade de troca catiônica determinam a extensão na qual ele proporciona um reservatório para água e nutrientes (**Tabela 5.5; Figura 5.6**).
- O pH do solo também tem uma grande influência sobre a disponibilidade de elementos minerais para as plantas (**Figura 5.5**).
- Se elementos minerais, em especial sódio ou metais pesados, estiverem presentes em excesso no solo, o crescimento vegetal poderá ser afetado adversamente. Certas plantas são capazes de tolerar elementos minerais em excesso, e umas poucas espécies – por exemplo, halófitas, no caso do sódio – podem prosperar sob essas condições extremas.
- Para obter nutrientes do solo, as plantas desenvolvem extensos sistemas de raiz (**Figuras 5.7, 5.8**), formam simbioses com fungos micorrízicos e produzem ou secretam prótons ou ânions orgânicos no solo.
- As raízes esgotam continuamente os nutrientes do solo nas imediações em volta delas (**Figura 5.10**).
- A maioria das plantas tem a capacidade de formar simbioses com fungos micorrízicos.
- As finas hifas de fungos micorrízicos estendem o alcance das raízes no solo circundante e facilitam a obtenção de nutrientes (**Figuras 5.12, 5.14, 5.15**). As micorrizas arbusculares aumentam a absorção de nutrientes minerais, em particular fósforo, enquanto as ectomicorrizas desempenham um papel significativo na obtenção de nitrogênio de fontes orgânicas.
- Em contrapartida, as plantas fornecem carboidratos para os fungos micorrízicos.

 MATERIAL DA INTERNET * Tópico 5.1 Sintomas de deficiência em minerais essenciais Os sintomas de deficiência são característicos de cada elemento essencial e podem ser diagnósticos para a deficiência. As fotografias coloridas neste tópico ilustram sintomas de deficiência para cada elemento essencial no tomateiro. e Tópico 5.2 Observando as raízes embaixo do nível do solo O estudo de raízes crescendo sob condições naturais requer um meio de observar as raízes no subsolo. O estado da arte das técnicas é descrito neste tópico. * Ensaio 5.1 Funções do boro nas plantas: olhando além da parede celular Apresenta uma longa lista de "possíveis papéis da essencialidade do B" para microrganismos e para o crescimento e o desenvolvimento de plantas superiores. e Ensaio 5.2 Do alimento para os metais e de volta A acumulação de metais pesados é tóxica para as plantas. A compreensão do processo molecular envolvido na toxicidade está auxiliando os pesquisadores a desenvolver culturas vegetais melhores para a fitorremediação. Leituras sugeridas Armstrong, F. A. (2008) Why did nature choose manganese to make oxygen? Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 363: 1263-1270. Baker, A.J. M, and Brooks, R. R. (1989) Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements —A review of their distribution, ecology and phytochemistry. Biorecovery 1:81-126. Berry, W. L. and Wallace, A. (1981) Toxicity: The concept and relationship to the dose response curve. J. Plant Nutr. 3: 1319. Bucher, M. (2007) Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. New Phytol. 173: 11-26. Burns, 1. G. (1991) Short- and long-term effects of a change in the spatial distribution of nitrate in the root zone on N uptake, growth and root development of young lettuce plants. Plant Cell Environ. 14: 21-33. Connor, D.J., Loomis, R.S., and Cassman, K. G. (2011) Crop Ecology: Productivity and Management in Agricultural Systems, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. Cordell, D. Drangerta,].-O,, and White, S. (2009) The story of phosphorus: Global food security and food for thought. Glob. Environ. Change 19: 292-305. Epstein, E., and Bloom, A. J. (2005) Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Fageria, N, Filho, M. B., Moreira, A. and Guimaraes, C. (2009) Foliar fertilization of crop plants. J. Plant Nutr. 32: 10441064. Feldman, L. J. (1998) Not so

quiet quiescent centers. Trends Plant Sci. 3: 80-81. Fox, T. C, and Guerinot, M. L. (1998) Molecular biology of cation transport plants. Anny. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49: 669-696. Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A, Sala, O. A, and Schulze, E.-D. (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. Oecologia 108: 389-411. Jeong, J. and Guerinot, M. L. (2009) Homingin on iron homeostasis in plants. Trends Plant Sci. 14: 280-285. Jones, M. D. and Smith, S. E. (2004) Exploring functional definitions of mycorrhizas: Are mycorrhizas always mutualisms? Can. J. Bot. 82: 1089-1109. Kochian, L.V. (2000) Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport and utilization. In Biochemistry and Molecular Biology of Plants, B. Buchanan, W. Gruissem and R. Jones, eds. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md. Larsen, M. €., Hamilton, P. A, and Werkheiser, W. H. (2013) Water quality status and trends in the United States. In: Monitoring Water Quality: Pollution Assessment, Analysis, and Remediation, Isted. Ahuja, S., ed. Elsevier, Amsterdam. pp. 19-57. Loomis, R.S., and Conner, D.J. (1992) Crop Ecology: Productivity and Management in Agricultural Systems. Cambridge University Press, Cambridge. Mengel, K., and Kirkby, E. A. (2001) Principles of Plant Nutrition, 5th ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. Sattelmacher, B. (2001) The apoplast and its significance for plant mineral. New Phytol. 149: 167-192. Smith, S. E. and Read, D. J. (2008) Mycorrhizal Symbiosis, 3rd ed. Academic Press and Elsevier, Oxford. Smith, F. A, Smith, S. E. and Timonen, S. (2003) Mycorrhizas. In: Root Ecology, H. de Kroon and E. J. W. Visser, eds. Springer, Berlin. pp. 257-295. Zegada-Lizarazu, W., Matteucci, D. and Monti, A. (2010) Critical review on energy balance of agricultural systems. Biofuels, Bioprod. Biorefin. 4: 4023-446.

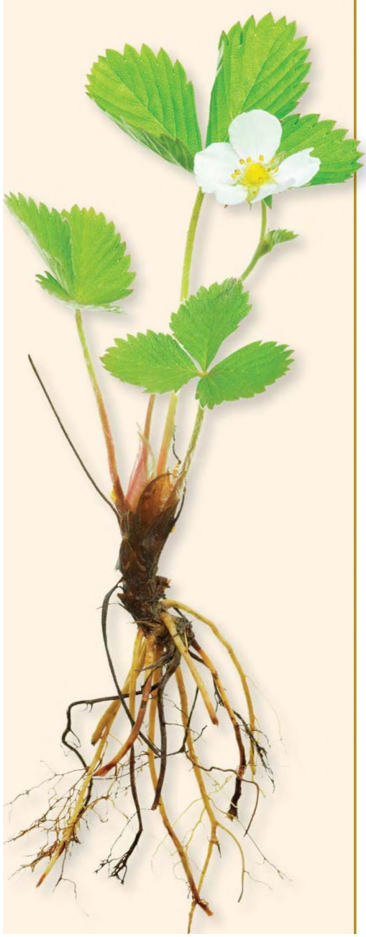
MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 5.1 Sintomas de deficiência em minerais essenciais** Os sintomas de deficiência são característicos de cada elemento essencial e podem ser diagnósticos para a deficiência. As fotografias coloridas neste tópico ilustram sintomas de deficiência para cada elemento essencial no tomateiro.
- **Tópico 5.2 Observando as raízes embaixo do nível do solo** O estudo de raízes crescendo sob condições naturais requer um meio de observar as raízes no subsolo. O estado da arte das técnicas é descrito neste tópico.
- **Ensaio 5.1 Funções do boro nas plantas: olhando além da parede celular** Apresenta uma longa lista de "possíveis papéis da essencialidade do B" para microrganismos e para o crescimento e o desenvolvimento de plantas superiores.
- **Ensaio 5.2 Do alimento para os metais e de volta** A acumulação de metais pesados é tóxica para as plantas. A compreensão do processo molecular envolvido na toxicidade está auxiliando os pesquisadores a desenvolver culturas vegetais melhores para a fitorremediação.

Transporte de Solutos interior de uma célula vegetal é separado da parede celular e do ambiente por uma membrana plasmática cuja espessura é de apenas duas camadas de moléculas lipídicas. Essa camada delgada separa um ambiente interno relativamente constante do entorno variável. Além de formar uma barreira hidrofóbica à difusão, a membrana deve facilitar e regular continuamente o tráfego de fons e moléculas selecionados para dentro e para fora, à medida que a célula absorve nutrientes, exporta resíduos e regula sua pressão de turgor. Funções semelhantes são realizadas por membranas internas que separam os vários compartimentos dentro de cada célula. A membrana plasmática também detecta informações sobre o ambiente, sobre sinais moleculares vindos de outras células e sobre a presença de patógenos invasores. Com frequência, esses sinais são retransmitidos por mudanças no fluxo iônico através da membrana. O movimento molecular e iônico de um local para outro é conhecido como transporte. O transporte local de solutos para dentro ou dentro de células é regulado principalmente por proteínas de membrana. O transporte, em maior escala, entre os órgãos vegetais ou entre eles e o ambiente também é controlado pelo transporte de membranas em nível celular. Por exemplo, o transporte da sacarose da folha à raiz pelo floema, denominado translocação, é governado e regulado pelo transporte de membrana para dentro das células do floema foliar e deste para as células de armazenagem da raiz (ver Capítulo 11). Neste capítulo, são abordados os princípios físicos e químicos que governam os movimentos de moléculas em solução. A seguir, é mostrado como esses princípios se aplicam às membranas e aos sistemas biológicos. São discutidos, também, os mecanismos moleculares de transporte em células vivas e a grande diversidade de proteínas de transporte de membrana, responsáveis pelas propriedades particulares de transporte das células vegetais. Por fim, são examinadas as rotas que os íons seguem, quando eles penetram na raiz, assim como o mecanismo de carregamento do xilema, o processo pelo qual os íons são liberados dentro dos elementos traqueais do estelo. Uma vez que as substâncias transportadas, incluindo carboidratos, aminoácidos e metais como ferro e zinco, são vitais para a nutrição humana, compreender e manipular o transporte de solutos em plantas pode contribuir com soluções para a produção sustentável

de alimentos.

6



144 Unidade | e Transporte passivo e ativo De acordo com a primeira lei de Fick (ver Equação 3.1), o movimento de moléculas por difusão sempre ocorre espontaneamente, a favor de um gradiente de energia livre ou de potencial químico, até que o equilíbrio seja atingido. O movimento espontâneo de moléculas "montanha abaixo" é denominado transporte passivo. Em equilíbrio, nenhum movimento líquido adicional de solutos pode ocorrer sem a introdução de uma força propulsora. O movimento de substâncias contra um gradiente de potencial químico, ou "montanha acima", denomina-se transporte ativo. Ele não é espontâneo e requer a realização de trabalho no sistema pela aplicação de energia celular. Uma forma comum (mas não a única) de executar essa tarefa é acoplar o transporte à hidrólise de ATP. Lembre-se do Capítulo 3, que mostrou que se pode calcular a força propulsora para a difusão ou, em vez disso, a adição de energia necessária para movimentar substâncias contra um gradiente medindo-se o gradiente de energia potencial. Para solutos sem carga, esse gradiente com frequência é uma simples função da diferença de concentração. O transporte biológico pode ser dirigido por quatro forças principais: concentração, pressão hidrostática, gravidade e campos elétricos. (Entretanto, viu-se, no Capítulo 3, que, em sistemas biológicos de pequena escala, a gravidade raramente contribui de maneira substancial para a força que governa o transporte.) O potencial químico para qualquer soluto é definido como a soma dos potenciais de concentração, elétrico e hiTransporte e Translocação de Água e Solutos drostático (e o potencial químico sob condições-padrão). A importância do conceito de potencial químico é que ele soma todas as forças que podem agir sobre uma molécula para acionar seu transporte líquido resultante. ii = Hr + RTIn GC Potencial Potencial Componente químico químico concentração para um de j sob (atividade) dado condiçõessoluto, j -padrão (6.1) + ZFE + VP Componente Componente potencial pressão eletroquímico hidrostática Aqui, 1, é o potencial químico da espécie de soluto j em joules por mol (] mol"), fik é seu potencial químico sob condições-padrão (um fator de correção que será cancelado em futuras equações e que, assim, pode ser ignorado), R é a constante universal dos gases, T é a temperatura absoluta e C é a concentração (mais precisamente a atividade) de j. O termo elétrico z FE aplica-se somente a íons; z é a

carga eletrostática do íon (+1 para cátions monovalentes, —1 para ânions monovalentes, +2 para cátions divalentes e assim por diante), F é a constante de Faraday (96.500 Coulombs, equivalente à carga elétrica em 1 mol de Hº e E é o potencial elétrico geral da solução (com relação à terra). O termo final, ve expressa a contribuição do volume parcial molal de j (V,) e da pressão (P) para o potencial químico de j. (O volume parcial molal de j é a mudança em volume por mol de substância j adicionada ao sistema para uma adição infinitesimal.) Membrana semipermeável Potencial químico no Potencial químico no Esse termo final, VP, faz uma contribuição muito menor para /i, do que os termos concentração e elétrico, exceto no de j de A para B é igual a ii — jij*. Para um AG global negativo, a reação precisa estar acoplada a um processo que tenha um AG mais negativo do que ij? = ip). compartimento A compartimento B Descrição caso muito importante de movimentos osmóticos de água. Conforme discutiTransporte passivo (difusão) do no Capítulo 3, quando se considera o a ocorre espontaneamente a movimento de água em escala celular, o 8] EB favor de um gradiente de : Fa 4 : o dj Setembro potencial químico da água (i.e, o poten a E cial hídrico) depende da concentração de A Ss) : ss tá] el solutos dissolvidos e da pressão hidrostática sobre o sistema. -A AB Em equilíbrio, ijº = Pipe Rj ; Se não há transporte ativo, ocorre um estado estacionário. . Figura 6.1 Relação entre o potencial químiTransporte ativojoconre co, |, e o transporte de moléculas através de contra um gradiente de . na j potencial químico. uma barreira de permeabilidade. O movimenaB DE to líquido resultante das espécies moleculares ap : ! ! j entre os compartimentos A e B depende da AG por mol para o movimento magnitude relativa do potencial químico de j em cada compartimento, aqui representado pelo tamanho dos retângulos. O movimento a favor de um potencial químico ocorre espontaneamente e é chamado de transporte passivo; o movimento contra um gradiente requer energia e é denominado transporte ativo.

Em geral, a difusão (transporte passivo) sempre movimenta as moléculas energeticamente “montanha abaixo”, de áreas de maior potencial químico para áreas de menor potencial químico. O movimento contra um gradiente de potencial químico é indicativo de transporte ativo (Figura 6.1). Tomando-se como exemplo a difusão de sacarose através de uma membrana permeável, é possível, de forma acurada, fazer uma aproximação do potencial químico da sacarose em qualquer compartimento usando apenas o termo concentração (a menos que uma solução seja concentrada, causando a elevação da pressão hidrostática dentro da célula vegetal). A partir da Equação 6.1, o potencial químico da sacarose dentro de uma célula pode ser estimado como segue (nas próximas três equações, o subscrito s refere-se à sacarose, e os sobrescritos i e o significam dentro e fora, respectivamente): fla = nê + RTnCj4 Potencial Potencial Componente químico químico da concentração da solução solução de (6.2) de sacarose sacarose sob dentro da condiçõescélula -padrão O potencial químico da sacarose fora da célula é assim calculado: We = ui + RTInC$ (6.3) Pode-se calcular a diferença no potencial químico da sacarose entre as soluções dentro e fora da célula, Aji, independentemente do mecanismo de transporte. Para acertar os sinais, lembre que, para movimentos para dentro, a sacarose está sendo removida (=) do lado de fora da célula e adicionada (+) ao lado de dentro, de modo que a mudança na energia livre em joules por mol de sacarose transportada será como segue: Substituindo os termos das Equações 6.2 e 6.3 na Equação 6.4, tem-se o seguinte: Ajis = (us + RT incil-(us + RT Incg) 1 (6) = RT [nc Inc) Es 1 = RT In “ Cs Se essa diferença de potencial químico for negativa, a sacarose pode difundir-se para dentro espontaneamente (desde que a membrana tenha permeabilidade à sacarose; ver próxima seção). Em outras palavras, a força propulsora (Agi) para a difusão de soluto está relacionada à magnitude do gradiente de concentração (Ci/C9. Se o soluto possuir uma carga elétrica (p. ex. o íon potássio), o componente elétrico do potencial químico também precisa ser considerado. Suponha que a membrana 145 Capítulo 6 e Transporte de Solutos seja permeável ao K* e ao CI” em vez da sacarose. Como as espécies iônicas (K* e CI) difundem-se independentemente, cada uma tem seu próprio potencial químico. Assim, para a difusão do K* para dentro, Ai = e fik (6.6) Substituindo os termos apropriados da Equação 6.1 na

Equação 6.6, obtém-se Agi, = (RT In [K']' + zFE) — (RT In [K']º +2FE) (6.7) e, porque a carga eletrostática do K' é +1,z=+1, e = [KT Aflk = RT In RR F(Ei- Eº) (6.8) A magnitude e o sinal dessa expressão indicarão a força motora e a direção para a difusão do K' através da membrana. Uma expressão similar pode ser escrita para o CI (lembre que, para o CI, z=—1). A Equação 6.8 mostra que íons, como o K*, difundem-se em resposta tanto a gradientes de concentração ([KT[K*]?) quanto a qualquer diferença de potencial elétrico entre dois compartimentos (E — E). Uma importante implicação dessa equação é que íons podem ser movidos passivamente contra seus gradientes de concentração se uma voltagem apropriada (campo elétrico) for aplicada entre dois compartimentos. Devido à importância dos campos elétricos no transporte biológico de qualquer molécula carregada, ji com frequência é chamado de potencial eletroquímico, e Aji é a diferença de potencial eletroquímico entre dois compartimentos. Transporte de íons através de barreiras de membrana Se duas soluções iônicas são separadas por uma membrana biológica, a difusão é dificultada pelo fato de que os íons devem se mover através da membrana assim como em soluções abertas. A extensão na qual uma membrana permite o movimento de uma substância é denominada permeabilidade de membrana. Conforme será discutido mais adiante, a permeabilidade depende da composição da membrana, assim como da natureza química do soluto. Em geral, a permeabilidade pode ser expressa em termos de um coeficiente de difusão para o soluto através da membrana. Entretanto, ela é influenciada por vários fatores adicionais difíceis de serem medidos, como a capacidade de uma substância de penetrar na membrana. Apesar de sua complexidade teórica, pode-se prontamente medir a permeabilidade, determinando-se a taxa com a qual um soluto passa por uma membrana sob um conjunto específico de condições. Geralmente, a membrana retardará a difusão e, assim, reduzirá a velocidade com a qual o equilíbrio é atingido. Para qualquer soluto em particular, entretanto, a permeabilidade ou a resistência da membrana, por si só, não pode alterar as condições finais de equilíbrio. O equilíbrio ocorre quando Afi, = 0.

fatores que influenciam a distribuição passiva de íons através de uma membrana. Esses parâmetros podem ser usados para prever a relação entre o gradiente elétrico e o gradiente de concentração de um íon. Taxas de difusão diferentes para cátions e ânions produzem potenciais de difusão Quando sais difundem-se através de uma membrana, pode se desenvolver um potencial elétrico de membrana (voltagem). Considere as duas soluções de KCl separadas por uma membrana na Figura 6.2. Os íons K' e CI vão permear a membrana independentemente, à medida que eles se difundem a favor de seus respectivos gradientes de potencial eletroquímico. A não ser que a membrana seja muito porosa, sua permeabilidade diferirá para os dois íons. Como consequência dessas permeabilidades diferentes, K' e CI irão difundir-se inicialmente pela membrana a taxas diferentes. O resultado é uma leve separação de cargas, que criará de maneira instantânea um potencial elétrico através da membrana. Em sistemas biológicos, as membranas normalmente são mais permeáveis ao K' que ao CT". Por consequência, K' vai difundir-se para fora da célula (ver compartimento A na Figura 6.2) mais rapidamente que CI, fazendo a célula desenvolver uma carga elétrica negativa com relação ao meio extracelular. Um poCompartimento A Compartimento B Membrana kt cl Condições iniciais: &—s [KCIA > [KClp Raros e oa : Ss dolo, hd pads e O seo, ba º E o o" c0. 0 " o) (o) potencial de difusão RO RR ER ER existe até que o equilíbrio . o "co: EA : químico seja alcançado. ro o & ao º e *o, . so E º, Que o x "o e 24) Condições de equilíbrio: a [KCHA = [KCIlp Coto) ollaúS oo Pa a on .º 0. . No equilíbrio químico, 00 0 CX voa o potencial de difusão lee AR OO de e iguala-se a zero. tonto) ge 4) Figura 6.2 Desenvolvimento de um potencial de difusão e de uma separação de cargas entre dois compartimentos separados por uma membrana que é preferencialmente permeável aos íons potássio. Se a concentração de cloreto de potássio for maior no compartimento A ([KCI], > [KCI],), os íons potássio e cloreto vão se difundir para o compartimento B. Se a membrana for mais permeável ao potássio que ao cloreto, os íons potássio irão se difundir mais rapidamente que os Íons cloreto e ocorrerá uma separação de cargas (+ e —), resultando no estabelecimento de um potencial de difusão. Transporte e Translocação de Água e Solutos tencial que se desenvolve como consequência da difusão é

denominado potencial de difusão. Deve-se ter sempre em mente o princípio de neutralidade quando o movimento de íons através de membranas é considerado: soluções de massa sempre contêm igual número de ânions e cátions. A existência de um potencial de membrana pressupõe que a distribuição de cargas através da membrana seja desigual; entretanto o número real de íons desbalanceados é desprezível em termos químicos. Por exemplo, um potencial de membrana de —100 milivolts (mV), como aquele encontrado através da membrana plasmática de muitas células vegetais, resulta da presença de apenas 1 ânion extra entre cada 100 mil presentes dentro da célula — uma diferença de concentração de somente 0,001%! Conforme mostra a Figura 6.2, todos esses ânions extras são encontrados imediatamente adjacentes à superfície da membrana; não existe qualquer desequilíbrio de carga ao longo da maior parte de uma célula. No exemplo de difusão de KCl através da membrana, a neutralidade elétrica é preservada porque, à medida que o K' move-se na dianteira em relação ao CI na membrana, o potencial de difusão resultante retarda o movimento do K'e acelera o do CI". Essencialmente, ambos os íons difundem-se com as mesmas taxas, mas o potencial de difusão persiste e pode ser mensurado. À medida que o sistema se aproxima do equilíbrio e o gradiente de concentração colapsa, o potencial de difusão também colapsa. Como o potencial de membrana se relaciona à distribuição de um íon? Uma vez que a membrana, no exemplo anterior, é permeável tanto ao íon K" quanto ao íon CI, o equilíbrio não será alcançado para qualquer um dos íons até que os gradientes de concentração decresçam a zero. Entretanto, se a membrana fosse permeável somente para o K*, a difusão de K' transportaria cargas através da membrana até que o potencial desta equilibrasse o gradiente de concentração. Como a mudança no potencial exige pouquíssimos íons, esse equilíbrio seria alcançado instantaneamente. Os íons potássio estariam, então, em equilíbrio, embora a mudança no gradiente de concentração para o K' fosse desprezível. Quando a distribuição de qualquer soluto através da membrana atinge o equilíbrio, o fluxo passivo, J (i.e. a quantidade de solutos atravessando uma unidade de área de membrana por unidade de tempo), é o mesmo nas duas direções — de fora para dentro e de dentro para fora: Jos Fe Jo Os fluxos estão relacionados à Aji (para discussão sobre fluxos e Ají, ver Apêndice 1 na internet); assim, em equilíbrio, os potenciais eletroquímicos

serão os mesmos: R = 7 e para qualquer íon (o íon é aqui simbolizado pelo subscrito j), Hº + RTInC/ + 2FE' = |* + RTInC; + 2zFE' (6.9)

Rearranjando a Equação 6.9, obtém-se a diferença em potencial elétrico entre dois compartimentos em equilíbrio (E - E): Esta diferença de potencial elétrico é conhecida como o potencial de Nernst (AE) para aquele íon, AE, = E'- Eº e RT|, O) J ou Essa relação, conhecida como equação de Nernst, estabelece que, em equilíbrio, a diferença na concentração de um íon entre dois compartimentos é equilibrada pela diferença de voltagem* entre os compartimentos. A equação de Nernst pode ser ainda simplificada para um cátion univalente a 25ºC': Ce AE; =59mV log j (6.11) Observe que uma diferença de concentração de dez vezes corresponde a um potencial de Nernst de 59 mV (C,/ C, = 10/1; log10 = 1). Isso significa que um potencial de membrana de 59 mV manteria um gradiente de concentração de 10 vezes de um íon cujo deslocamento através da membrana é acionado por difusão passiva. De maneira similar, se existisse um gradiente de concentração de 10 vezes de um íon através de uma membrana, a difusão passiva desse íon a favor de seu gradiente de concentração (se lhe fosse permitido alcançar o equilíbrio) resultaria em uma diferença de 59 mV através da membrana. Todas as células vivas exibem um potencial de membrana que é devido à distribuição assimétrica de íons entre o interior e o exterior da célula. Pode-se prontamente determinar esses potenciais de membrana inserindo um microeletrodo na célula e medindo a diferença de voltagem — entre o lado de dentro da célula e o meio extracelular (Figura 6.3). A equação de Nernst pode ser usada em qualquer ocasião para determinar se um dado íon está em equilíbrio através de uma membrana. Entretanto, uma distinção deve ser feita entre equilíbrio e estado estacionário (steady state), que é a condição na qual influxo e efluxo de determinado soluto são iguais e, como consequência, as concentrações iônicas são constantes ao longo do tempo. *N. de T. Termo de uso coloquial para tensão elétrica; voltagem significa a diferença de potencial elétrico entre dois pontos cuja unidade de medida é o volt, de forma que não é adequado falar em “diferença de voltagem”, e sim, em diferença de potencial elétrico. 147 Capítulo 6 e Transporte de Solutos elétrica reversível Junções de Ag/AgCI Pipeta para permitir rd e aa vidró Voltímetro Parede celular salina N Membrana es plasmática adere ao (< 1 um de Microeletrodo —1 Solução nutritiva = o condutora | Tecido | vegetal 1h Figura 6.3 Diagrama de um par de microeletrodos usado para medir potenciais de

membrana através de membranas celulares. Um dos eletrodos de micropipeta de vidro é inserido no compartimento celular em estudo (normalmente o vacúolo ou o citoplasma), enquanto o outro é mantido em uma solução eletrolítica que serve como referência. Os microeletrodos são conectados a um voltímetro, que registra a diferença de potencial elétrico entre o compartimento celular e a solução. Potenciais de membrana típicos através das membranas celulares vegetais variam de —60 a 240 mV. O detalhe mostra como o contato elétrico do interior da célula é feito por uma extremidade aberta da micropipeta de vidro, que contém uma solução salina eletricamente condutora. Estado estacionário não é necessariamente o mesmo que equilíbrio (ver Figura 6.1); no estado estacionário, a existência de transporte ativo através da membrana impede que muitos fluxos por difusão atinjam o equilíbrio. A equação de Nernst distingue transporte ativo de transporte passivo
A Tabela 6.1 mostra como medições experimentais de concentrações iônicas no estado estacionário em células de raízes de ervilha se comparam com os valores previstos, calculados a partir da equação de Nernst. Nesse exemplo, a concentração de cada íon na solução externa banhando o tecido e o potencial de membrana medido foram substituídos na equação de Nernst, e a concentração de cada íon foi estimada. A predição utilizando a equação de Nernst assume a distribuição iônica passiva, mas perceba que, de todos os íons mostrados na Tabela 6.1, somente Kº está em equilíbrio ou próximo a ele. Os ânions NO;, CI, H,PO, e SO,” têm concentrações internas maiores que o previsto, indicando que a absorção deles é ativa. Os cátions Na”, Mg” e Ca”* têm concentrações internas menores que o previsto; portanto

 | TABELA 6.1 Comparação das concentrações iônicas previstas e observadas em tecidos de raiz de ervilha Concentração no meio Concentração interna? (mmol L”") e Transporte e Translocação de Água e Solutos Muitos íons diferentes permeiam simultaneamente as membranas de células vivas, mas K* tem as concentrações mais elevadas em células vegetais, apresentando as maiores permeabilidades. Uma versão modificada da equação de Nernst, fon externo (mmol L”!) Prevista Observada E . , E KR E A SE a equação de Goldman, inclui todos os íons E k que permeiam membranas (todos os íons para Ra : E os quais existem os mecanismos de movimento Mg" us DEMO 3 transmembrana) e, portanto, fornece um valor Ca” À o) 2 mais acurado para o potencial de difusão. Quando NO; 2 0,0272 28 permeabilidades e gradientes iônicos são conhecicr 0,0136 7 dos, pela equação de Goldman é possível calcular HPO, 0,0136 21 um potencial de difusão através de uma membraSO 0,25 0,00005 19 na biológica. O potencial de difusão calculado por Fonte: Dados de Higinbotham et al., 1967. Nota: O potencial de membrana foi medido como —110 mv. Os valores de concentrações internas foram derivados do conteúdo iônico de extratos de água aquecida de segmentos de 1 a 2 cm de raiz intacta. esses íons entram na célula por difusão, a favor de seus gradientes eletroquímicos, e são, então, exportados ativamente. O exemplo mostrado na Tabela 6.1 é uma grande simplificação: as células vegetais têm vários compartimentos internos diferentes, cada um com sua composição iônica. O citosol e o vacúolo são os compartimentos mais importantes na determinação das relações iônicas das células vegetais. Na maioria das células vegetais maduras, o vacúolo central ocupa 90% ou mais do volume celular, enquanto o citosol está restrito a uma fina camada ao redor da periferia da célula. Em decorrência de seu pequeno volume, o citosol da maioria das células de angiospermas é de difícil análise química. Por essa razão, a maior parte dos trabalhos mais antigos acerca das relações iônicas das plantas centrou-se em algumas algas verdes, como Chara e Nítella, cujas células têm vários centímetros de comprimento e podem conter um volume apreciável de citosol. De maneira resumida: * Os íons potássio são acumulados passivamente pelo citosol e pelo vacúolo. Quando as concentrações extracelulares de K' são muito baixas, ele pode ser absorvido ativamente. * Os íons sódio são bombeados ativamente para fora do

citosol, indo para dentro dos espaços intercelulares e do vacúolo. º Prótons em excesso, gerados pelo metabolismo intermediário, também são ativamente expelidos do citosol. Esse processo ajuda a manter o pH citosólico perto da neutralidade, enquanto o vacúolo e o meio extracelular em geral são mais ácidos em uma ou duas unidades de pH. * Os ânions são absorvidos ativamente para dentro do citosol. * Os íons cálcio são ativamente transportados para fora do citosol tanto pela membrana plasmática como pela membrana vacuolar, a qual é chamada de tonoplasto. essa equação é denominado potencial de difusão de Goldman (para uma discussão detalhada da equação de Goldman, ver Tópico 6.1 na internet). O transporte de prótons é um importante determinante do potencial de membrana Na maioria das células eucarióticas, o K* tem a maior concentração interna e a mais alta permeabilidade na membrana, de modo que o potencial de difusão pode se aproximar de E, o potencial de Nernst para o K*. Em algumas células de alguns organismos — em particular em células de mamíferos como os neurônios -, seu potencial de repouso normal também pode se aproximar de E. Entretanto, esse não é o caso de plantas e fungos, os quais, muitas vezes, mostram valores de potencial de membrana medidos experimentalmente (em geral de -200 a —100 mV) muito mais negativos do que aqueles calculados pela equação de Goldman, que geralmente são de apenas -80 a —-50 mV. Assim, além do potencial de difusão, o potencial de membrana deve ter um segundo componente. O excesso de voltagem é proporcionado pela H'-ATPase eletrogênica da membrana plasmática. Sempre que um íon se move para dentro ou para fora de uma célula sem ser equilibrado pelo movimento contrário de um íon de carga oposta,* uma voltagem é criada através da membrana. Qualquer mecanismo de transporte ativo resultante do movimento de uma carga elétrica líquida tenderá a afastar o potencial de membrana do valor previsto pela equação de Goldman. Esses mecanismos de transporte são chamados de bombas eletrogênicas e são comuns em células vivas. A energia requerida para o transporte ativo em geral é fornecida pela hidrólise de ATP. Pode-se estudar a dependência do potencial da membrana plasmática com relação ao ATP pela observação do efeito do cianeto (CN) no potencial de membrana (Figura 6.4). O cianeto rapidamente envenena as mitocôndrias e, por consequência, o ATP celular torna-se esgotado. Como a síntese de ATP é inibida, *N. de T. Na verdade, os autores referem-se ao movimento contrário

de um íon de mesma carga ou ao movimento de um íon de carga oposta na mesma direção.

Ss E -150p s 0,1 mM CN” adicionado 3 306,2 U s md 110 = 8 [oR E -90 fo) CN” removido Ro) E -—T0H U = e) o -S5 's (8) õ -30 I | I] e 0 20 40 60 80 Tempo (min) Figura 6.4 O potencial de membrana da membrana plasmática de uma célula de ervilha colapsa quando cianeto (CN”) é adicionado à solução que a banha. O cianeto bloqueia a síntese de ATP na célula por envenenamento das mitocôndrias. O colapso do potencial de membranas sob adição de cianeto indica que um suprimento de ATP é necessário para a manutenção do potencial. A remoção do cianeto do tecido resulta em uma lenta recuperação da produção de ATP e restauração do potencial de membrana. (De Higinbotham etal., 1970.) o potencial de membrana cai para o nível do potencial de difusão de Goldman (ver Tópico 6.1 na internet). Dessa maneira, os potenciais de membrana das células vegetais têm dois componentes: um potencial de difusão e um componente resultante do transporte iônico eletrogênico (transporte que resulta na geração de um potencial de membrana). Quando o cianeto inibe o transporte iônico eletrogênico, o pH do meio externo aumenta, enquanto o citosol se torna ácido, porque prótons permanecem dentro da célula. Essa observação é uma parte da evidência de que o transporte ativo de prótons para fora da célula que é eletrogênico. Uma mudança no potencial de membrana causado por uma bomba eletrogênica mudará as forças propulsoras de todos os íons que atravessam a membrana. Por exemplo, o transporte de H” para fora pode criar uma força elétrica propulsora para a difusão passiva de K' para dentro da célula. Prótons são transportados eletrogenicamente através da membrana plasmática não somente em plantas vasculares, mas também em bactérias, algas, fungos e algumas células animais, como aquelas do epitélio dos rins. A síntese de ATP nas mitocôndrias e nos cloroplastos também depende de uma H'-ATPase. Nessas organelas, a proteína de transporte algumas vezes é chamada de ATP-sintase, porque ela forma ATP, em vez de hidrolisá-lo (ver Capítulo 12). Mais adiante, neste capítulo, serão discutidos, em detalhe, a estrutura e a função das proteínas de membrana envolvidas no transporte ativo e passivo em células vegetais. 149 Capítulo 6 e Transporte de Solutos Processos de transporte em membranas Membranas artificiais compostas puramente de fosfolipídeos têm sido amplamente utilizadas para estudar a permeabilidade. Quando a permeabilidade de bicamadas

fosfolipídicas artificiais para íons e moléculas é comparada com a de membranas biológicas, tornam-se evidentes similaridades e diferenças importantes (Figura 6.5). As membranas biológicas e as artificiais têm permeabilidades similares para moléculas não polares e muitas moléculas polares pequenas. Por outro lado, as membranas biológicas são muito mais permeáveis a íons, a algumas moléculas polares grandes, como açúcares, e à água em comparação às bicamadas artificiais. A razão para isso é que, ao contrário das bicamadas artificiais, as membranas biológicas contêm proteínas de transporte que facilitam a passagem de determinados íons e de outras moléculas. A expressão geral proteínas de transporte abrange três categorias principais de proteínas: canais, carregadores e bombas (Figura 6.6), cada uma das quais será descrita com mais detalhes posteriormente nesta seção. As proteínas de transporte exibem especificidade para os solutos que elas transportam, de modo que as células necessitam de uma grande diversidade dessas proteínas. O procarioto simples Haemophilus influenzae, o primeiro organismo para o qual o genoma completo foi sequenciado, tem apenas 1.743 genes e, mesmo assim, mais de 200 desses genes (mais que 10% do genoma) codificam várias proteínas envolvidas no transporte em membranas. Em Arabidopsis, de uma estimativa de 33.602 genes codifican—[o] MN 1 Glicerol 10-10 | | | | 1010 108 10% 104 102 1 102 Permeabilidade de bicamada lipídica (cm Ss) Permeabilidade de membrana biológica (cm s 1 o & T q] RA + Figura 6.5 Valores típicos para a permeabilidade de uma membrana biológica a substâncias diversas, comparados com os de uma bicamada fosfolipídica artificial. Para moléculas não polares, como O, e CO,, e para algumas moléculas pequenas sem carga, como glicerol, os valores de permeabilidade são similares em ambos os sistemas. Para íons e moléculas polares específicas, incluindo a água, a permeabilidade de membranas biológicas é aumentada em uma ou mais ordens de grandeza, devido à presença de proteínas de transporte. Observe a escala logarítmica.

150 Unidade | e Molécula transportada O Õ Proteína O / canal Difusão simples a Proteína //carregadora Y Transporte passivo (a favor do gradiente de potencial eletroquímico) Figura 6.6 Três classes de proteínas de transporte em membranas: canais, carregadores e bombas. Os canais e os carregadores podem promover o transporte passivo de um soluto através das membranas (por difusão simples ou difusão facilitada) a favor do gradiente de potencial eletroquímico do soluto. As proteínas canais atuam como poros de membrana, e sua especificidade é determinada principalmente pelas propriedades biofísicas do canal. tes de proteína, até 1.800 podem codificar proteínas com funções de transporte. Embora determinada proteína de transporte em geral seja altamente específica para os tipos de substâncias que transporta, sua especificidade com frequência não é absoluta. Em plantas, por exemplo, um transportador de K* na membrana plasmática pode transportar K', Rb' e Na" com diferentes preferências. Por outro lado, a maioria dos transportadores de K' é completamente ineficaz no transporte de ânions, como o CH, ou de solutos sem carga, como a sacarose. Da mesma forma, uma proteína envolvida no transporte de aminoácidos neutros pode mover glicina, alanina e valina com a mesma facilidade, mas pode não aceitar ácido aspártico ou lisina. Nas várias páginas que seguem, serão considerados as estruturas, as funções e os papéis fisiológicos dos vários transportadores de membrana encontrados em células vegetais, em especial na membrana plasmática e no tonoplasto. Inicialmente, será discutido o papel de certos transportadores (canais e carregadores) em promover a difusão de solutos pelas membranas. A seguir, será feita a distinção entre transporte ativo primário e secundário e discutido os papéis da H'-ATPase eletrogênica e de vários transportadores do tipo simporte (proteínas que transportam simultaneamente duas substâncias na mesma direção) em dirigir o transporte ativo secundário acoplado a H". Os canais aumentam a difusão através das membranas Canais são proteínas transmembrana que funcionam como poros seletivos pelos quais íons e, em alguns casos, moléculas neutras podem difundir-se através da memTransporte e Translocação de Água e Solutos Bomba aaa Alto Energia Baixo Gradiente de potencial eletroquímico Transporte ativo (contra o gradiente de potencial eletroquímico) As proteínas carregadoras ligam-se à molécula transportada em um

lado da membrana e a liberam no outro lado. (Os diferentes tipos de proteínas carregadoras são descritos com mais detalhes na Figura 6.10.) O transporte ativo primário é feito por bombas e emprega energia diretamente, em geral a partir da hidrólise de ATP, para bombear solutos contra seu gradiente de potencial eletroquímico. brana. O tamanho de um poro, a densidade e a natureza das cargas de superfície em seu revestimento interno determinam sua especificidade de transporte. O transporte através de canais é sempre passivo, e a especificidade do transporte depende do tamanho do poro e da carga elétrica mais do que de uma ligação seletiva (Figura 6.7). Desde que o poro do canal esteja aberto, as substâncias que podem penetrar o poro se difundem muito rapidamente através dele: cerca de 10º íons por segundo através de um canal iônico. No entanto, os poros dos canais não estão abertos todo o tempo. As proteínas canais contêm regiões particulares denominadas portões que abrem e fecham o poro em resposta a sinais. Os sinais que podem regular a atividade do canal incluem mudanças do potencial de membrana, ligantes, hormônios, luz e modificações pós-tradução, como a fosforilação. Por exemplo, canais com portões controlados por voltagem abrem ou fecham em resposta a mudanças no potencial de membrana (ver Figura 6.7B). Outro sinal regulador intrigante é a força mecânica, que altera a conformação e, portanto, controla o acionamento de canais sensíveis a estímulos mecânicos em plantas e outros organismos. Os canais iônicos individuais podem ser estudados em detalhe por uma técnica eletrofisiológica chamada de patch clamping (ver Tópico 6.2 na internet), que pode detectar a corrente elétrica carregada por íons que se difundem através de um único canal aberto ou um conjunto de canais. Estudos com patch clamping revelam que, para determinado íon como o K”, determinada membrana tem uma variedade de canais diferentes. Esses canais podem abrir sob diferentes faixas de voltagem ou em resposta a diferentes sinais, que podem incluir concentrações de K*

(A) Figura 6.7 Modelos de canais de K* em plantas. (A) Visão de cima de um canal, olhando pelo poro da proteína. Hélices transmembrana de quatro subunidades juntam-se em uma forma de oca invertida com o poro no centro. As regiões formadoras do poro das quatro subunidades aprofundam-se para dentro da membrana, formando uma região (semelhante a um dedo) seletiva ao K* na parte externa do poro (mais detalhes sobre a estrutura desse canal podem ser encontrados no Ensaio 6.1 na internet). (B) Visão lateral de um canal retificador de entrada de K*, mostrando a cadeia polipeptídica de uma subunidade, com seis hélices transmembrana (S1-S6). A quarta hélice contém aminoácidos carregados positivamente e atua com um sensor de voltagem. A região formadora do poro (domínio P) é uma alça entre as hélices 5 e 6. (A de Leng et al., 2002; B de Buchanan et al., 2000.) ou Ca", pH, espécies reativas de oxigênio, e assim por diante. Essa especificidade permite que o transporte de cada íon seja finalmente sintonizado às condições reinantes. Assim, a permeabilidade iônica de uma membrana é uma variável dependente da mistura de canais iônicos que estão abertos em determinado tempo. Conforme foi visto no experimento apresentado na Tabela 6.1, a distribuição da maioria dos íons não se aproxima do equilíbrio através da membrana. Por isso, sabe-se que os canais em geral estão fechados para a maioria dos íons. As células vegetais geralmente acumulam mais ânions que poderia ocorrer por meio de um mecanismo estritamente passivo. Assim, quando canais aniônicos se abrem, os ânions fluem para fora da célula, e mecanismos ativos são necessários para a absorção desses íons. Canais de cálcio são rigidamente regulados e, em essência, abrem somente durante a transdução de sinal. Os canais de cálcio funcionam somente para permitir a liberação de Ca? para dentro do citosol, devendo o Ca? ser expelido do citoplasma por transporte ativo. Em comparação, o K* pode se difundir tanto para dentro como para fora através de canais, dependendo de o potencial de membrana ser mais negativo ou mais positivo do que Ex, o potencial de equilíbrio para o íon potássio. Os canais de K* que se abrem apenas em potenciais mais negativos que o potencial de Nernst predominante são especializados na difusão de K* para dentro e são conhecidos como canais retificadores de entrada de K', ou simplesmente canais de entrada de K'. Por outro lado, canais de K' que se abrem somente em

potenciais mais positivos que o potencial de Nernst são canais retificadores de saída de K', ou canais de saída de K' (Figura 6.8) (ver 151 Capítulo 6 e Transporte de Solutos EXTERIOR DA CÉLULA Região Região formadora sensora de do poro voltagem (domínio P) Membrana plasmática CITOSOL Ensaio 6.1 na internet). Os canais de entrada de K* funcionam para acumular K* do apoplasto, como ocorre, por exemplo, durante a absorção de K* pelas células-guarda no processo de abertura estomática (ver Figura 6.8). Vários canais de saída de K* funcionam no fechamento estomático e na liberação de K* para o xilema ou o apoplasto. Os carregadores ligam e transportam substâncias específicas Ao contrário dos canais, as proteínas carregadoras não têm poros que se estendam completamente através da membrana. No transporte mediado por um carregador, a substância transportada é inicialmente ligada a um sítio específico na proteína carregadora. Essa necessidade de ligação permite aos carregadores serem altamente seletivos para um substrato particular a ser transportado. Carregadores, portanto, especializam-se no transporte de íons inorgânicos ou orgãnicos específicos, assim como outros metabólitos orgânicos. A ligação gera uma mudança na conformação da proteína, a qual expõe a substância à solução no outro lado da membrana. O transporte completa-se quando a substância se dissocia do sítio de ligação do carregador. Visto que é necessária uma mudança na conformação da proteína para transportar uma molécula ou um íon individual, a taxa de transporte por um carregador é várias ordens de grandeza mais lenta do que através de um canal. Em geral, os carregadores podem transportar de 100 a 1.000 íons ou moléculas por segundo, enquanto milhões de íons podem passar por um canal iônico aberto. A ligação e a liberação de moléculas em um sítio específico em uma proteína carregadora são similares à ligação e à liberação de moléculas por uma enzima em uma reação catalisada por enzima. Como será discutido mais tarde neste capítulo, a cinética enzimática tem sido utilizada para caracterizar as proteínas carregadoras. O transporte mediado por carregadores (diferentemente do transporte por canais) pode ser tanto passivo quanto ativo secundário (o transporte ativo secundário será discutido em uma seção subsequente). O transporte passivo via

152 Unidade | (A) Equilíbrio ou potencial de Nernst para K*: por definição, nenhum fluxo líquido de K*; portanto, nenhuma corrente. Voltagem (mV) Transporte e Translocação de Água e Solutos Corrente carregada pelo movimento 200 — = + + -180 —-140 —1 / —100 — q SG VU Corrente carregada E =200 pelo movimento de k* £ para dentro da célula. IS Por convenção, essa =300 + corrente para dentro recebe um sinal negativo. —400 + (B) 200 7 Ex 100 + a Voltagem (mV) pol (9) Voltagem (mV) -180 —140 Corrente (pA) Corrente (pA) —400 + 200 — 100 -300 + -400 À de K* para fora da célula. Por convenção, essa corrente para fora recebe um sinal positivo. A abertura e o fechamento ou "acionamento" (gating) desses canais não é regulado por voltagem. Portanto, a corrente através do canal é uma função linear da voltagem. A inclinação da reta (AI/AV) fornece a condutância dos canais que promovem esta corrente de K*. Ex = RT/ZF + In ([K ora l/1K dentrol) E = 0,025*In (10/100) Es = -59mV Esta relação corrente-voltagem é produzida pelo movimento de K* por canais que são regulados ("acionados") por voltagem. Observe que a relação IN não é linear. Pouca ou nenhuma corrente para estas faixas de voltagens, porque os canais são regulados por voltagem e o efeito destas voltagens é manter os canais em um estado fechado. A resposta da corrente ilustrada em (B) é mostrada aqui como surgindo da atividade de dois tipos de canais de Kt molecularmente distintos. Os canais de saída de K* (vermelho) são acionados por voltagem, de modo que se abrem somente em potenciais de membrana > Ex portanto esses canais promovem o efluxo de K* da célula. Os canais de entrada de K* (azul) são acionados por voltagem, de modo que se abrem apenas em potenciais de membrana < Ex; portanto esses canais promovem a absorção de K* pela célula. Figura 6.8 Relações corrente-voltagem. (A) Diagrama mostrando a corrente que resultaria do fluxo de K* por meio de um conjunto hipotético de canais de K* de membrana plasmática, que não fossem regulados por voltagem, para uma concentração de K* no citoplasma de 100 mM e uma concentração de K* extracelular de 10 mM. Observe que a corrente seria linear e que haveria corrente zero no potencial de equilíbrio (Nernst) para o K* (E). (B) Dados reais de corrente de K* no protoplasto de células-guarda de Arabidopsis, com as mesmas concentrações intracelulares e extracelulares que em (A). Essas correntes resultam das atividades

de canais de K* regulados por voltagem. Observe que, novamente, há corrente líquida zero no potencial de equilíbrio para K*. No entanto, também há corrente zero em uma faixa mais ampla de voltagem porque, nessas condições, os canais estão fechados nessa faixa de voltagem. Quando os canais estão fechados, nenhum K* pode fluir através deles, de modo que corrente zero é observada para essa faixa de voltagem. (C) A relação corrente-voltagem em (B), na verdade, resulta das atividades de dois conjuntos de canais — os canais retificadores de influxo de K* e os canais retificadores de efluxo de K* — que, juntos, produzem a relação corrente-voltagem. (B de L. Perfus-Barbeoch e S. M. Assmann, dados não publicados.) carregador às vezes é chamado de difusão facilitada, embora ele se assemelhe à difusão somente pelo fato de transportar substâncias a favor de seu gradiente de potencial eletroquímico, sem a aplicação adicional de energia. (A expressão “difusão facilitada” pode ser aplicado de maneira mais apropriada ao transporte através de canais, mas historicamente ela não tem sido utilizada desse modo.) O transporte ativo primário requer energia Para realizar transporte ativo, um carregador precisa acoplar o transporte energeticamente “montanha acima” de um soluto a outro evento que libere energia, de modo que a mudança global na energia livre seja negativa. O transporte ativo primário é acoplado diretamente a uma fonte de energia diferente do Aji, tal como a hidrólise de ATP uma reação de oxidação-redução (como na cadeia de transporte de elétrons mitocondrial e nos cloroplastos), ou a absorção de luz pela proteína carregadora (assim como a bacteriorrodopsina em halobactérias). As proteínas de membrana que realizam o transporte ativo primário são chamadas de bombas (ver Figura 6.6). A maioria das bombas transporta íons inorgânicos, tal como H”

ou Ca?*, Entretanto, conforme será visto mais adiante neste capítulo, as bombas que pertencem à família de transportadores do tipo “cassete de ligação de ATP” (ABC, de ATP-binding cassette) podem transportar grandes moléculas orgânicas. As bombas iônicas podem ser ainda caracterizadas como eletrogênicas ou eletroneutras. Em geral, o transporte eletrogênico refere-se ao transporte de íons envolvendo o movimento líquido de cargas através da membrana. Por outro lado, o transporte eletroneutro, como o nome sugere, não envolve qualquer movimento líquido de cargas. Por exemplo, a Na*/K'-ATPase de células animais bombeia três Na” para fora para cada dois K* bombeados para dentro, resultando em um movimento líquido para fora de uma carga positiva. A Na'/K'-ATPase é, portanto, uma bomba iônica eletrogênica. Em comparação, a H'/K'-ATPase da mucosa gástrica animal bombeia um Hº para fora da célula para cada K' que entra, de modo que não há qualquer movimento líquido de cargas através da membrana. Por isso, a H'/K'-ATPase é uma bomba eletroneutra. Para a membrana plasmática de plantas, fungos e bactérias, assim para os tonoplastos vegetais e outras endomembranas vegetais e animais, o Hº é o principal íon bombeado eletrogenicamente através de membrana. A H*-ATPase da membrana plasmática gera o gradien(A) (B) EXTERIOR DA CELULA 0.)) Gradiente de concentração para S CITOSOL Figura 6.9 Modelo hipotético de transporte ativo secundário. No transporte ativo secundário, o transporte energeticamente “montanha acima” de um soluto é acionado pelo transporte energeticamente “montanha abaixo” de outro soluto. No exemplo ilustrado, a energia que foi armazenada como força motriz de prótons (Adi, simbolizado pela seta vermelha à direita em [A]) está sendo usada para absorver um substrato (S) contra seu gradiente de concentração (seta vermelha à esquerda). (A) Na conformação inicial, e O (O (5) o 08, ee, O 9 00 153 Capítulo 6 e Transporte de Solutos te de potencial eletroquímico de H” através da membrana plasmática, enquanto a H*-ATPase vacuolar (em geral chamada de V-ATPase) e a H*-pirofosfatase (H'-PPase) bombeiam prótons eletrogenicamente para dentro do lume do vacúolo e das cisternas do Golgi. O transporte ativo secundário utiliza energia armazenada Nas membranas plasmáticas vegetais, as principais bombas são as de H* e Ca”, e a direção do bombeamento é para fora, do citosol para o espaço

extracelular. Outro mecanismo é necessário para dirigir a absorção ativa da maioria dos nutrientes minerais, como NO;, SO,” e H,PO,, a absorção de aminoácidos, peptídeos e sacarose, e o efluxo de Na”, que, em altas concentrações, é tóxico às células vegetais. A outra maneira importante pela qual os solutos são transportados ativamente através das membranas, contra seus gradientes de potenciais eletroquímicos, é acoplando o transporte contra o gradiente de um soluto ao transporte a favor do gradiente de outro. Esse tipo de cotransporte mediado por carregadores é denominado transporte ativo secundário (Figura 6.9). O transporte ativo secundário é acionado indiretamente por bombas. Em células vegetais, prótons são expelidos do citosol por H'-ATPases eletrogênicas operando (O) (D) 6) 6) Membrana plasmática os sítios de ligação na proteína estão expostos ao ambiente externo e podem ligar um próton. (B) Essa ligação resulta em uma mudança na conformação que permite a uma molécula de S ser ligada. (C) A ligação de S provoca outra mudança na conformação que expõe os sítios de ligação e seus substratos ao interior da célula. (D) A liberação de um próton e de uma molécula de S para o interior celular restabelece a conformação original do carregador e permite que inicie um novo ciclo de bombeamento.

 Gradiente de potencial eletroquímico do substrato A CITOSOL na membrana plasmática e na membrana vacuolar. Como consequência, um potencial de membrana e um gradiente de pH são criados à custa da hidrólise de ATP. Esse gradiente de potencial eletroquímico de Hº, referido como Afiy , OU (quando expresso em outras unidades) força motriz de prótons (PMF, de proton motive force), representa a energia livre armazenada na forma do gradiente de Hº (ver Tópico 6.3 na internet). A PMF gerada pelo transporte eletrogênico de Hº é usada no transporte ativo secundário para acionar o transporte de muitas outras substâncias contra seus gradientes de potencial eletroquímico. A Figura 6.9 mostra como o transporte ativo secundário pode envolver a ligação de um substrato (S) e de um íon (normalmente Hº a uma proteína carregadora e uma mudança na conformação dessa proteína. Existem dois tipos de transporte ativo secundário: simporte (symport) e antiporte (antiport). O exemplo mostrado na Figura 6.9 é denominado simporte (e as proteínas envolvidas [symporters] são chamadas de transportadores do tipo simporte), porque as duas substâncias estão se movendo na mesma direção através da membrana (ver também Figura 6.104). Antiporte (facilitado por proteínas [antiporters] chamadas de transportadores do tipo antiporte) refere-se ao transporte acoplado no qual o movimento energeticamente montanha abaixo de um soluto impulsiona o transporte ativo (energeticamente montanha acima) de outro soluto na direção oposta (Figura 6.10B). Considerando a direção do gradiente de H", transportadores do tipo simporte acopladores de prótons em geral funcionam na captação de substratos no citosol, enquanto transportadores do tipo antiporte acopladores de prótons funcionam na exportação de substratos para fora do citosol. Em ambos os tipos de transporte secundário, o íon ou o soluto transportado simultaneamente com os prótons está se movendo contra seu gradiente de potencial eletroquímico, de modo que se trata de transporte ativo. Entretanto, a energia que aciona esse transporte é proporcionada pela PMF, em vez de diretamente pela hidrólise de ATP. Transporte e Translocação de Água e Solutos Figura 6.10 Dois exemplos de transporte ativo secundário acoplado a um gradiente primário de prótons. (A) No simporte, a energia dissipada por um próton movendo-se de volta para a célula é

acoplada à absorção de uma molécula de um substrato (p. ex., um açúcar) para dentro da célula. (B) No antiporte, a energia dissipada por um próton movendo-se de volta para a célula é acoplada ao transporte ativo de um substrato (p. ex., um íon sódio) para fora da célula. Em ambos os casos, o substrato considerado está se movendo contra seu gradiente de potencial eletroquímico. Tanto substratos neutros quanto com carga podem ser transportados por esses processos de transporte ativo secundário. Alto Baixo Gradiente de potencial eletroquímico do substrato B Análises cinéticas podem elucidar mecanismos de transporte Até agora, foi descrito o transporte celular em termos energéticos. Entretanto, o transporte celular também pode ser estudado pelo uso da cinética enzimática, pois ele envolve a ligação e a dissociação de moléculas a sítios ativos nas proteínas de transporte (ver Tópico 6.4 na internet). Uma vantagem da abordagem cinética é que ela fornece novas visões a respeito da regulação do transporte. Em experimentos de cinética, são medidos os efeitos das concentrações externas de íons (ou outros solutos) nas taxas de transporte. As características cinéticas das taxas de transporte podem, então, ser usadas para distinguir diferentes transportadores. A taxa máxima (V, .,) do transporte mediado por carregadores, e com frequência também a do Transporte por carregador Difusão simples Ya Vimáx RR, E Taxa Concentração externa da molécula transportada Figura 6.11. O transporte por carregador frequentemente exibe cinética enzimática, incluindo saturação (V..«,) (ver Apêndice 1 na internet). Em comparação, a difusão simples por meio de canais abertos é diretamente proporcional à concentração do soluto transportado, ou, para um íon, à diferença de potencial eletroquímico através da membrana.

transporte por canal, não pode ser excedida, independentemente da concentração de substrato (Figura 6.11). Va, é alcançada quando o sítio de ligação do substrato no carregador está sempre ocupado ou quando o fluxo pelo canal é máximo. A concentração do carregador, e não a do soluto, torna-se limitante da taxa de transporte. Assim, V,.«, é um indicador do número de moléculas de uma proteína específica de transporte que estão funcionando na membrana. A constante K, (que é numericamente igual à concentração de soluto que gera metade da taxa máxima de transporte) tende a refletir as propriedades do sítio de ligação em particular. Valores baixos de K, indicam alta afinidade do local de transporte pela substância transportada. Esses valores normalmente acarretam a operação de um sistema de carregadores. Valores mais altos de K, indicam uma menor afinidade do sítio de transporte pelo soluto. A afinidade muitas vezes é tão baixa que, na prática, Va nunca é alcançada. Nesses casos, a cinética sozinha não pode distinguir entre carregadores e canais. Células ou tecidos com frequência mostram uma cinética complexa para o transporte de um soluto. Cinética complexa em geral indica a presença de mais de um tipo de mecanismo de transporte — por exemplo, tanto transportadores de alta como de baixa afinidade. A Figura 6.12 mostra a taxa de absorção de sacarose por protoplastos cotiledonares de soja como uma função da concentração externa de sacarose. A absorção aumenta marcantemente com a concentração e começa a saturar a cerca de 10 mM. Em concentrações superiores a 10 mM, a absorção torna-se linear e não saturável dentro da faixa de concentrações testadas. A inibição da síntese de ATP com venenos metabólicos bloqueia o componente saturável, mas não o linear. 125 o Observado vs JE: 3 5100 Se Rear 4] pum ER 28 PP o Ea 's e e e e Se 50 - z 2 o Previsto pela cinética 2s de Michaelis-Menten oe as E Ps [e] I I I I I 10 20 30 40 50 Concentração externa de sacarose (mM) (e) Figura 6.12. As propriedades de transporte de um soluto podem mudar com as suas concentrações. Por exemplo, em concentrações baixas (1-10 mM), a taxa de absorção de sacarose por células de soja mostra cinética de saturação típica de carregadores. Prevê-se que uma curva ajustada a esses dados se aproxime de uma taxa máxima (Vna) de 57 nmol por 10º células por hora. Em vez disso, em concentrações mais altas de sacarose, a taxa de absorção continua a aumentar linearmente, ao longo de

uma ampla faixa de concentrações, coerente com a existência de mecanismos de transporte facilitado para a absorção de sacarose. (De Lin et al., 1984.) 155 Capítulo 6 e Transporte de Solutos A interpretação do padrão apresentado na Figura 6.12 é que a absorção de sacarose em baixas concentrações é um processo mediado por carregador, dependente de energia (transportador de H'-sacarose do tipo simporte). Em concentrações mais altas, a sacarose entra na célula por difusão, a favor de seu gradiente de concentração, e é, por isso, insensível aos venenos metabólicos. Coerente com esses dados, tanto transportadores de Hº-sacarose do tipo simporte quanto os facilitadores da sacarose (i.e, proteínas de transporte que promovem o fluxo transmembrana de sacarose a favor de seu gradiente de energia livre) foram identificados em nível molecular. Proteínas de transporte em membranas Numerosas proteínas de transporte representativas localizadas na membrana plasmática e no tonoplasto estão ilustradas na Figura 6.13. Tipicamente, o transporte através de uma membrana biológica é energizado por um sistema de transporte ativo primário acoplado à hidrólise de ATP. O transporte de uma espécie iônica — H*, por exemplo — gera um gradiente iônico e um potencial eletroquímico. Muitos outros íons e substratos orgânicos podem, então, ser transportados por uma diversidade de proteínas de transporte ativo secundário, as quais energizam o transporte de seus substratos, carregando simultaneamente um ou dois H” a favor de seus gradientes de energia. Assim, prótons circulam através da membrana, para fora, por intermédio das proteínas de transporte ativo primário e de volta para dentro da célula mediante proteínas de transporte ativo secundário. A maioria dos gradientes de íons através das membranas de plantas superiores é gerada e mantida por gradientes de potencial eletroguímico de Hº, os quais são gerados por bombas eletrogênicas de Hº. As evidências sugerem que, em plantas, o Na” é transportado para fora da célula por um transportador de Na'-Hº do tipo antiporte e que CI, NO, H,PO, , sacarose, aminoácidos e outras substâncias entram na célula via transportadores específicos de Hº do tipo simporte. E os íons potássio? Os íons potássio podem ser absorvidos do solo ou do apoplasto por simporte com Hº (ou sob algumas condições, Na”). Quando o gradiente de energia livre favorece a absorção passiva de K”, este pode entrar na célula por fluxo através de canais específicos para K”. Entretanto, mesmo o influxo por canais é impulsionado

pela Hº-ATPase, no sentido de que a difusão do K* é governada pelo potencial de membrana, o qual é mantido em um valor mais negativo do que o potencial de equilíbrio para Kº pela ação da bomba eletrogênica de H". Inversamente, o efluxo de K* exige que o potencial de membrana seja mantido em um valor mais positivo que E, que pode ser alcançado pelo efluxo de CI" ou de outros ânions através de canais aniônicos. Foi visto, nas seções anteriores, que algumas proteínas transmembrana operam como canais para a difusão controlada de íons. Outras proteínas de membrana atuam como carregadoras para outras substâncias (solutos não

156 Unidade! « Transporte e Translocação de Água e Solutos Transportadores do tipo simporte PRE Sacarose Ht ARS A Aminoácido E H*, Nat Peptídeo Ht K+ Transportador do tipo antiporte H+ CITOSOL NOs" pH7,2 AE =-100 a -200 mV Metais Carregador (Fe, Mn, de efluxo Zn, Cd) MEMBRANA Transportadores PLASMÁTICA do tipo antiporte " E Mg?+ Hexose Sacarose ATP ADP + P; Transportador Transportador ABC Peptídeos, + E E do tipo simporte Rs pH 5,5 Sacra Antocianina ABA AE =-90 mV Gs VACÚOLO Aquaporina pH5,5 H>0 [B(OH)3] [Si(OH),] Cátions Ca2+ Bomba sa (K*) Anton KR P3 Canal vacuolar do E Receptor de rápido (FV) E lento (SV) ou TPC1 glutamato Kt EXTERIOR DA CELULA Nat Ca2+ Acionado por nucleotídeo Ativado por cíclico E hiperpolarização nu Ânions Na" Ca (malato?, Cad Retificador kt Cr, NO3) Ativado por de entrada despolarização 2 Retificador Caf+ de saída q J Y Canais Figura 6.13 Panorama das diversas proteínas de transporte na membrana plasmática e no tonoplasto de células vegetais.* carregados e íons). O transporte ativo utiliza proteínas do tipo carregador que são energizadas tanto diretamente por hidrólise de ATP quanto indiretamente, como no caso de transportadores do tipo simporte e do tipo antiporte. Esses últimos sistemas utilizam a energia dos gradientes iô*N. de T. TPC (two-pore domain channel). nicos (com frequência um gradiente de Hº) para acionar o

transporte energeticamente favorável de outro íon ou molécula. Nas páginas que seguem, serão examinadas mais detalhadamente as propriedades moleculares, as localizações celulares e as manipulações genéticas de algumas das proteínas de transporte que medeiam o movimento de nutrientes orgânicos e inorgânicos, assim como de água, através de membranas celulares vegetais. Para muitos transportadores, os genes têm sido identificados A identificação dos genes de transportadores tem revolucionado o estudo de proteínas de transporte. Uma maneira de identificar genes de transportadores é pesquisar bibliotecas de DNA complementar (CDNA) para genes que complementam (i.e. compensam) deficiências de transporte em leveduras. Muitos mutantes de transportadores em leveduras têm sido usados para identificar genes vegetais correspondentes por complementação. No caso de genes para canais iônicos, pesquisadores estudaram também o comportamento de proteínas de canal pela expressão de genes em oócitos da rã Xenopus, que, devido a seu grande tamanho, são convenientes para estudos eletrofisiológicos. Genes para canais retificadores tanto para entrada quanto para saída de K* foram clonados e caracterizados desse modo; a coexpressão de canais iônicos e proteínas reguladoras putativas, como proteínas quinase, em oócitos tem proporcionado informação sobre mecanismos reguladores de acionamento de canal. À medida que o número de genomas sequenciados tem aumentado, é cada vez mais comum identificar genes putativos de transportadores por análise filogenética, em que a comparação de sequências com genes que codificam transportadores de funções conhecidas em outro organismo permite prever a função no organismo de interesse. Com base nessas análises, tornou-se evidente que, em genomas vegetais, existem famílias de genes para a maioria das funções de transporte, em vez de genes individuais. Dentro de uma família de genes, variações nas cinéticas de transporte, nos modos de regulação e na expressão diferente nos tecidos conferem às plantas uma notável plasticidade para se aclimatar e prosperar sob uma ampla gama de condições ambientais. Nas próximas seções, são discutidas as funções e a diversidade de transportadores para as principais categorias de solutos encontrados dentro do corpo vegetal (observe que o transporte de sacarose foi discutido antes neste capítulo e também é discutido no Capítulo 11). Existem transportadores para

diversos compostos nitrogenados O nitrogênio, um dos macronutrientes, pode estar presente na solução do solo como nitrato (NO;), amônia (NH,) ou amônio (NH,). Os transportadores vegetais de NH," são facilitadores que promovem a absorção de NH,* a favor de seu gradiente de energia livre. Os transportadores vegetais de NO, são de especial interesse devido à sua complexidade. A análise cinética mostra que o transporte 157 Capítulo 6 e Transporte de Solutos de NOs", assim como o transporte de sacarose apresentado na Figura 6.12, tem componentes de alta afinidade (baixo K,) e de baixa afinidade (alto K,). Ambos os componentes são mediados por mais de um produto gênico. Ao contrário da sacarose, o NO; é carregado negativamente, e essa carga elétrica impõe uma necessidade de energia para a absorção do nitrato. A energia é fornecida por simporte com H". O transporte de nitrato também é fortemente regulado de acordo com a disponibilidade de NO,": as enzimas requeridas para o transporte de NO,, bem como para a sua assimilação (ver Capítulo 13), são induzidas na presença de NO, no ambiente, e a absorção pode ser reprimida se NO; acumula-se nas células. Os mutantes com deficiência no transporte ou na redução do NO," podem ser selecionados pelo crescimento na presença de clorato (CIO,). Em plantas selvagens, o clorato é um análogo do NO, que é absorvido e reduzido ao produto tóxico clorito. Se plantas resistentes ao CIO," são selecionadas, elas provavelmente mostrarão mutações que bloqueiam o transporte ou a redução do NO;". Várias dessas mutações foram identificadas em Arabidopsis. O primeiro gene de transportador identificado desse modo, denominado CHL1, codifica um transportador de NO, -Hº do tipo simporte induzível, que funciona como um carregador de dupla afinidade, com seu modo de ação (alta ou baixa afinidade) sendo alterado por seu status de fosforilação. Deve-se destacar que esse transportador também funciona como um sensor de NO; que regula a expressão gênica induzida por NO;". Logo que o nitrogênio é incorporado a moléculas orgânicas, há uma diversidade de mecanismos que o distribui por toda a planta. Os transportadores de peptídeos proporcionam tal mecanismo. Eles são importantes para a mobilização das reservas de nitrogênio durante a germinação da semente e a senescência. Em Nepenthes alata, uma planta carnívora em forma de jarro, altos níveis de expressão de um transportador de peptídeo são encontrados no jarro, onde o transportador

presumivelmente promove a absorção de peptídeos oriundos da digestão de insetos pelos tecidos internos. Alguns transportadores de peptídeos operam mediante acoplamento com o gradiente eletroquímico de H. Outros desses transportadores são membros da família de proteínas ABC, que utilizam diretamente a energia da hidrólise de ATP para o transporte; assim, esse transporte não depende de um gradiente eletroquímico primário (ver Tópico 6.5 na internet). A família ABC é uma família de proteínas extremamente grande, e seus membros transportam diversos substratos, variando desde pequenos íons inorgânicos até macromoléculas. Por exemplo, metabólitos grandes, como flavonoides, antocianinas e produtos do metabolismo secundário, são sequestrados no vacúolo via ação de transportadores ABC específicos, enquanto outros transportadores ABC promovem o transporte transmembrana do hormônio abscísico. Os aminoácidos constituem outra importante categoria de compostos nitrogenados. Os transportadores

158 Unidade | + de aminoácidos da membrana plasmática de eucariotos foram divididos em cinco superfamílias, três das quais dependem do gradiente de prótons para a absorção acoplada de aminoácidos e estão presentes em plantas. Em geral, transportadores de aminoácidos podem promover transporte de alta ou baixa afinidade e têm especificidades de substrato que se sobrepõem. Muitos desses transportadores mostram padrões de expressão distintos e específicos para cada tecido, sugerindo funções especializadas em diferentes tipos de células. Os aminoácidos constituem uma importante forma pela qual o nitrogênio é distribuído por longas distâncias nas plantas. Assim, não surpreende que o padrão de expressão de muitos genes de transportadores de aminoácidos inclua expressão em tecido vascular. Transportadores de aminoácidos e de peptídeos têm importantes funções, além de suas funções como distribuidores de recursos nitrogenados. Como os hormônios vegetais com frequência são conjugados com aminoácidos e peptídeos, os transportadores dessas moléculas também podem estar envolvidos na distribuição de conjugados hormonais ao longo do corpo da planta. O hormônio auxina é derivado do triptofano, e os genes que codificam os transportadores de auxinas estão relacionados àqueles para alguns transportadores de aminoácidos. Em outro exemplo, a prolina é um aminoácido que se acumula sob estresse salino. Essa acumulação reduz o potencial hídrico da célula, promovendo, assim, a retenção da água celular sob condições de estresse. (A) Canais de K* Shaker: 9 proteínas 5 proteínas Domínio Domínio putativo de ligação de nucleotídeo cíclico Canais de K* com domínio de dois poros: (TPK/VK): Transporte e Translocação de Água e Solutos Os transportadores de cátions são diversos Os cátions são transportados por canais de cátions e carregadores de cátions. As contribuições relativas de cada tipo de mecanismo de transporte diferem, dependendo da membrana, do tipo de célula e das condições prevalecentes. CANAIS DE CÁTIONS Cerca de 50 genes no genoma de Arabidopsis codificam canais que medeiam a absorção de cátions através da membrana plasmática ou das membranas intracelulares como o tonoplasto. Alguns desses canais são altamente seletivos para espécies iônicas específicas, como íons potássio. Outros permitem a passagem de uma diversidade de cátions, às vezes incluindo Na”, embora esse íon seja tóxico quando superacumulado. Conforme

descrito na Figura 6.14, os canais de cátions são classificados em seis tipos, com base em suas estruturas deduzidas e na seletividade de cátions. Dos seis tipos de canais de cátions vegetais, os canais Shaker foram os mais minuciosamente caracterizados. Esses canais foram assim denominados em função de um canal de K* de Drosophila, cuja mutação faz as moscas se sacudirem ou tremerem. Os canais Shaker de plantas são altamente seletivos para K' e podem ser retificadores de entrada ou de saída, ou fracamente retificadores. Alguns membros da família Shaker podem: e Promover a absorção ou o efluxo de K* através da membrana plasmática das células-guarda. * Fornecer um conduto importante para a absorção de Kº do solo. Canal de K* com domínio de poro único (KCO3) *Domínio de ligação de Ca?* (B) Canais de cátion pobremente seletivos (C) Canais permeáveis a Ca?* (D) Seletivo a cátions, permeável a Ca?* Canais cíclicos com portões de nucleotídeos: 20 proteínas 20 proteínas —Domiínio de ligação de calmodulina Figura 6.14 Seis famílias de canais de cátions de Arabidopsis. Alguns canais foram identificados unicamente a partir da homologia de sequência com canais de animais, enquanto outros foram verificados experimentalmente. (A) Canais seletivos de K*. (B) Canais de cátions fracamente seletivos com atividade regulada pela ligação de nucleotídeos cíclicos. (C) Receptores putativos de glutamato; com Receptores de glutamato: Canal de dois poros: 1 proteína Domínios putativos de ligações de ligantes Domínios putativos PA i z 2+ de ligação de Ca CITOSOL base em medidas de mudanças no Ca?* citosólico, essas proteínas provavelmente funcionam como canais permeáveis a Ca?*. (D) Canal de dois poros: uma proteína (TPC1) é o único canal de dois poros desse tipo codificado no genoma de Arabidopsis. TCP1 é permeável a cátions mono e divalentes, incluindo Ca?*. (De Very e Sentenac, 2002; Lebaudy et al., 2007.)

e Participar da liberação de K* para os vasos mortos (xilema) a partir de células vivas do estelo. e Desempenhar um papel na absorção de K* no pólen, um processo que promove o influxo de água e o alongamento do tubo polínico. Alguns canais Shaker, como os das raízes, podem promover a absorção de alta afinidade de K", possibilitando a absorção passiva de K' em concentrações externas micromolares desse íon, desde que o potencial de membrana seja suficientemente hiperpolarizado para acionar essa absorção. Nem todos os canais iônicos são tão fortemente regulados pelo potencial de membrana como a maioria dos canais Shaker. Alguns canais iônicos, como os canais TPK/VK (ver Figura 6.13), não são regulados por voltagem; a sensibilidade à voltagem de outros, como o canal KCOS3, ainda não foi determinada. Canais de cátions cíclicos com portões de nucleotídeos são um exemplo de um canal controlado por ligante, com atividade promovida pela ligação de nucleotídeos como cGMP. Esses canais exibem fraca seletividade com permeabilidade para K*, Na* e Ca?*. Canais de cátions cíclicos com portões de nucleotídeos estão envolvidos em diversos processos fisiológicos, incluindo resistência a doenças, senescência, percepção de temperatura e crescimento e viabilidade do tubo polínico. Outro conjunto interessante de canais controlados por ligantes são os canais receptores de glutamato. Esses canais são homólogos para uma classe de receptores de glutamato no sistema nervoso de mamíferos que funcionam como canais de cátions com portões de glutamato e são ativados em plantas por glutamato e alguns outros aminoácidos. Canais vegetais receptores de glutamato são permeáveis a Ca", K'e Na* em vários níveis, mas têm sido particularmente envolvidos na absorção de Ca? e na sinalização na aquisição de nutrientes em raízes e na fisiologia de células-guarda e do tubo polínico. Os fluxos de íons devem ocorrer também para dentro e para fora do vacúolo, e canais permeáveis a cátions e a ânions foram caracterizados na membrana vacuolar (ver Figura 6.13). Canais de cátions vacuolares vegetais incluem o canal KCO3 Kº (ver Figura 6.144), o canal de cátion ativado por Ca?" TPC1/SV (ver Figuras 6.13 e 6.14B) e a maioria dos canais TPK/VK (ver Figura 6.13), os quais são canais de K* altamente seletivos ativados por Ca". Além disso, o efluxo de Ca?! dos sítios de armazenamento interno, como o vacúolo, desempenha um importante papel na sinalização. A liberação do Ca?* dos

armazenamentos é desencadeada por diversas moléculas de mensageiros secundários, incluindo o próprio Ca?* citosólico e o inositol trifosfato (InsP,). Para uma descrição mais detalhada dessas rotas de transdução de sinal, ver Capítulo 15. CARREGADORES DE CÁTIONS Uma diversidade de carregadores também movimenta cátions para dentro das células vegetais. Uma família de transportadores que se especializa no transporte de K* através das membranas vegetais é a família HAK/KT/KUP (que é referida aqui como família HAK). A família HAK contém transporta159 Capítulo 6 e Transporte de Solutos dores de alta e de baixa afinidade, alguns dos quais também medeiam o influxo de Na” sob altas concentrações externas desse cátion. Acredita-se que transportadores HAK de alta afinidade absorvam Kº via simporte H*-K,, e esses transportadores são particularmente importantes para a absorção do K* do solo quando as concentrações desse íon são baixas no solo. Uma segunda família, os transportadores de cátion-H” do tipo antiporte (CPAs, de cation-H” antiporters), promove a permuta eletroneutra de Hº e outros cátions, incluindo K* em alguns casos. Uma terceira família consiste em transportadores Trk/HKT (que serão referidos aqui como transportadores HKT), os quais podem operar como transportadores de K'-Hº ou K'-Naf do tipo simporte, ou como canais de Na” sob altas concentrações externas de Na”. A importância de transportadores HKT para o transporte de K* permanece incompletamente esclarecida, mas, como descrito a seguir, esses transportadores são elementos centrais na tolerância das plantas a condições salinas. A irrigação aumenta a salinidade do solo, e a salinização de terras cultiváveis é um problema crescente em todo o mundo. Embora plantas halófitas, como aquelas encontradas em marismas, sejam adaptadas a ambientes com alto teor de sal, tais ambientes são deletérios para outras espécies vegetais, glicófitas, incluindo a maioria das espécies cultivadas. As plantas evoluíram mecanismos para excretar Na” através da membrana plasmática, para sequestrar sal no vacúolo e para redistribuir Na” dentro do corpo da planta. Na membrana plasmática, um transportador de Na*-H” do tipo antiporte foi descoberto em uma pesquisa para identificar mutantes de Arabidopsis com sensibilidade aumentada ao sal; por isso, esse transportador do tipo antiporte foi denominado extremamente sensível ao sal 1 (SOS1, de salt overly sensitive 1). Os transportadores SOS1 do tipo antiporte na raiz excretam Na” da

planta, reduzindo assim as concentrações internas desse íon tóxico. O sequestro vacuolar de Na” ocorre pela atividade de transportadores de Na*-H” do tipo antiporte —- um subconjunto de proteínas CPA — que acoplam o movimento energeticamente favorável (“montanha abaixo”) de H” para o citoplasma à absorção de Na” pelo vacúolo. Quando o gene do transportador do tipo antiporte Arabidopsis AINHX1 Na*-Hº é superexpresso, ele confere um grande incremento na tolerância ao sal tanto em Arabidopsis como em espécies cultivadas como milho (Zea mays), trigo e tomateiro. Enquanto transportadores do tipo antiporte SOS1 e NHKX reduzem as concentrações citosólicas de Na?, os transportadores HKT1 transportam Na* do apoplasto para o citosol. No entanto, a absorção de Na” por transportadores HKT1 na membrana plasmática das células parenquimáticas do xilema da raiz é importante na recuperação de Na” a partir do fluxo transpiratório, reduzindo, assim, as concentrações de Na” e a concomitante toxicidade nos tecidos fotossintéticos. Presumivelmente, esse Na” é então excluído do citosol da raiz pela ação dos transportadores SOS1 e NHKX. A expressão transgênica de um transportador HKT1

160 Unidade! » em uma variedade de trigo (T. durum) aumentou bastante a produtividade de grãos em trigo cultivado em solos salinos. Tal como para o Na”, existe um amplo gradiente de energia livre para o Ca?* que favorece sua entrada no citosol, tanto vindo do apoplasto quanto dos estoques intracelulares. Essa entrada é mediada pelos canais permeáveis a Ca?*, descritos anteriormente. As concentrações do íon cálcio na parede celular e no apoplasto normalmente estão na faixa milimolar, em comparação, as concentrações de Cao citosólico livre são mantidas na faixa dos centésimos de nanomolar (10? M) até 1 micromolar (10º M), contra um amplo gradiente de potencial eletroquímico para a difusão de Ca? para dentro da célula. O efluxo de íon cálcio do citosol é realizado por Ca”*-ATPases encontradas na membrana plasmática e em algumas endomembranas, como o tonoplasto (ver Figura 6.13) e o retículo endoplasmático. A maioria do Ca” dentro da célula encontra-se armazenada no vacúolo central, onde ele é sequestrado por Ca?'-ATPases e por transportadores de Ca?*-H do tipo antiporte, que utilizam o potencial eletroquímico do gradiente de prótons para energizar a acumulação vacuolar de Ca”. A concentração citosólica de Ca? é fortemente regulada, uma vez que pequenas variações alteram drasticamente as atividades de muitas enzimas. A proteína ligante de Ca”, calmodulina (CaM), participa dessa regulação. Embora a CaM não tenha atividade catalítica por si própria, a CaM ligada ao Ca?* liga-se a muitas classes diferentes de proteínas-alvo e regula suas atividades (ver Ensaio 6.2 na internet). Canais cíclicos com portões de nucleotídeos permeáveis a Ca?! são proteínas ligantes de Ca”, e há evidência de que essa ligação à CaM resulte em redução da atividade do canal. Uma classe de Ca?*-ATPases também se liga à CaM. A ligação à CaM libera essas ATPases da autoinibição, resultando em um aumento da extrusão de Ca?* para o apoplasto, o retículo endoplasmático e o vacúolo. Juntos, esses dois efeitos reguladores da CaM proporcionam um mecanismo por meio do qual aumentos na concentração citosólica de Ca?* iniciam um ciclo de retroalimentação negativo, via CaM ativada, que auxilia na restauração dos níveis citosólicos em repouso de Ca”*. Transportadores de ânions foram identificados Nitrato (NO;), cloreto (CI), sulfato (SO,7) e fosfato (H,PO,) são os principais íons inorgânicos em células vegetais, e malato” é um importante ânion orgânico. O gradiente de energia livre para todos esses ânions é na

direção do efluxo passivo. Diversos tipos de canais de ânions foram caracterizados por técnicas de eletrofisiologia, e a maioria deles parece ser permeável a uma diversidade de ânions. Em particular, vários canais com diferentes dependências de voltagem e permeabilidades aniônicas têm se mostrado importantes para o efluxo de ânions de células-guarda durante o fechamento estomático. Ao contrário da relativa falta de especificidade dos canais de ânions, os carregadores de ânions que medeiam o transporte contra o gradiente em células vegetais exibem Transporte e Translocação de Água e Solutos seletividade por ânions específicos. Além dos transportadores de nitrato descritos anteriormente, as plantas têm transportadores para vários ânions orgânicos, como malato e citrato. Como discutido no Capítulo 10, a absorção de malato é um importante contribuinte para o aumento na concentração intracelular de soluto, que aciona a absorção de água para dentro das células-guarda, que leva à abertura estomática. A um membro da família ABC, AtABCB14, foi atribuída essa função de importação de malato. A disponibilidade de fosfato na solução do solo comumente limita o crescimento vegetal. Em Arabidopsis, uma família de cerca de nove transportadores de fosfato da membrana plasmática, alguns de alta afinidade e alguns de baixa afinidade, promove a absorção de fosfato por simporte com prótons. Esses transportadores são expressos primariamente na epiderme e nos pelos da raiz, e sua expressão é induzida por carência de fosfato. Outros transportadores de fosfato-H” do tipo simporte foram também identificados em plantas e localizados em membranas de organelas intracelulares como plastídios e mitocôndrias. Outro grupo de transportadores de fosfato, os translocadores de fosfato, está localizado na membrana interna de plastídios, onde atua na permuta de fosfato inorgânico com compostos fosforilados de carbono (ver Tópico 8.11 na internet). Transportadores de íons metálicos e metaloides transportam micronutrientes essenciais Diversos metais são nutrientes essenciais para as plantas, embora necessários apenas em quantidades-traço. Um exemplo é o ferro. A deficiência de ferro é o distúrbio nutricional humano mais comum no mundo, de modo que uma maior compreensão sobre a acumulação desse elemento também pode beneficiar os esforços no sentido de melhorar o valor nutricional de plantas cultivadas. Mais de 25 ZIP transportadores atuam na absorção de íons ferro, manganês e zinco em plantas, e

outras famílias de transportadores que promovem a absorção de íons cobre e molibdênio foram identificadas. lons metálicos geralmente estão presentes em baixas concentrações na solução do solo, de modo que esses transportadores normalmente apresentam alta afinidade. Alguns transportadores de íons metálicos atuam na absorção de íons cádmio ou chumbo, os quais são indesejáveis em espécies cultivadas, pois são tóxicos para os seres humanos. Entretanto, essa propriedade pode se mostrar útil na destoxificação dos solos pela absorção dos contaminantes pelas plantas (fitorremediação), as quais podem então ser removidas e descartadas adequadamente. Uma vez na planta, os íons metálicos, em geral quelados com outras moléculas, devem ser transportados no xilema para distribuição pelo corpo da planta via corrente transpiratória; os metais devem ser também enviados a seus destinos subcelulares apropriados. Por exemplo, a maior parte do ferro nas plantas é encontrada nos cloroplastos, onde ele é incorporado à clorofila e aos componentes da cadeia de transporte de elétrons (ver Capítulo 7).

A superacumulação de formas iônicas de metais, como o ferro e o cobre, pode levar à produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). Compostos que quelam íons metálicos protegem contra essa ameaça, e transportadores intermediários da absorção de metais para dentro do vacúolo também são importantes na manutenção das concentrações de metais em níveis não tóxicos. Metaloides são elementos que têm propriedades tanto de metais como de não metais. O boro e o silício são dois metaloides usados pelas plantas. Ambos desempenham importantes papéis na estrutura da parede celular — o boro pela participação em ligações cruzadas de polissacarídeos da parede celular e o silício por aumentar a rigidez estrutural. Tanto o boro (como ácido bórico [B(OH),; também escrito como H,BO,]) quanto o silício (como ácido silícico [Si(OH),; também escrito como H,SiQO,]) entram nas células via canais do tipo aquaporinas (ver a seguir) e são exportados via transportadores de efluxo, provavelmente por transporte ativo secundário. Devido a similaridades na estrutura química, arsenito (uma forma de arsênico) também pode entrar nas raízes das plantas via um canal de silício e ser exportado para a corrente transpiratória via o transportador de silício. O arroz é particularmente eficiente em absorver arsenito, e, em consequência, o envenenamento por arsênico pelo consumo humano de arroz é um problema significante em regiões do sudeste da Ásia. As aquaporinas têm funções diversas Aquaporinas são uma classe de transportadores que são relativamente abundantes em membranas vegetais e são também comuns em membranas animais (ver Capítulos 3 e 4). Estima-se que o genoma de Arabidopsis codifique cerca de 35 aquaporinas. Como o nome sugere, muitas aquaporinas promovem o fluxo de água através de (A) (B) EXTERIOR DA CÉLULA CITOSOL Figura 6.15 Etapas hipotéticas no transporte de um próton contra seu gradiente químico por uma H*-ATPase. A bomba, inserida na membrana, (A) liga-se ao próton no lado interno da célula e (B) é fosforilada por ATP. (C) Essa fosforilação conduz a uma mudança de 161 Capítulo 6 e Transporte de Solutos membranas; presume-se que as aquaporinas funcionem como sensores de gradientes no potencial osmótico e na pressão de turgor. Além disso, algumas proteínas aquaporinas atuam no influxo de nutrientes minerais (p. ex, ácido bórico e ácido silícico). Há alguma evidência de que as aquaporinas podem atuar como condutos para o

movimento de dióxido de carbono, amônia (NH.,) e peróxido de hidrogênio (H,O,) através das membranas plasmáticas vegetais. A atividade das aquaporinas é regulada por fosforilação, assim como pelo pH, pela concentração de Ca", pela heteromerização (heteromerization) e por EROs. Essa regulação pode ser responsável pela capacidade das células vegetais de alterar rapidamente sua permeabilidade à água em resposta ao ritmo circadiano e a estresses, como sal, resfriamento, seca e inundação (anoxia). A regulação também ocorre em nível de expressão gênica. As aquaporinas são altamente expressas em células epidérmicas e endodérmicas e no parênquima do xilema, os quais podem ser pontos críticos para o controle do movimento de água. As H*-ATPases da membrana plasmática são ATPases do tipo P altamente reguladas Como se viu, o transporte ativo de prótons para fora através da membrana plasmática gera gradientes de pH e de potencial elétrico que acionam o transporte de muitas outras substâncias (íons e solutos não carregados), mediante diferentes proteínas de transporte ativo secundário. A atividade da H'-ATPase é importante também para a regulação do pH citoplasmático e para o controle do turgor celular, que governa o movimento de órgãos (folhas e flores), a abertura estomática e o crescimento celular. A Figura 6.15 ilustra como uma H'-ATPase de membrana pode funcionar. (O) (D) conformação que expõe o próton ao exterior da célula e possibilita sua difusão para longe. (D) A liberação do íon fosfato (P) da bomba no citosol restaura a configuração da H*-ATPase e permite que comece um novo ciclo de bombeamento.

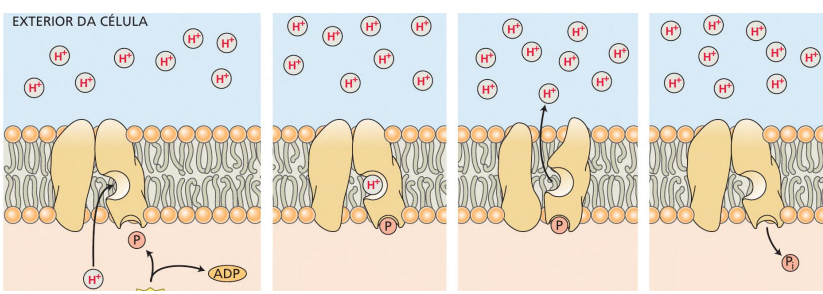


Figura 6.16 Representação bidimensional de uma H*-ATPase da membrana plasmática de levedura. Cada círculo pequeno representa um aminoácido. A proteína H*-ATPase possui 10 segmentos transmembrana. O domínio regulador é um domínio autoinibitório. Modificações OO sos 000 0000 000 FETea O 0000 000 SSCo 000 pós-tradução que levam ao deslocamento do 00900 oo) o 0000 200 0000 000 C000 ns Sã ao 000 000 0000 (o! 0000 000 9000 000 d00%0 O domínio autoinibitório resultam na ativação da 0000 jo) 0000 2000 0000 O X — 200 so Ge H-ATPase. (De Palmgren, 2001.) que é similar à das plantas. A proteína tem 10 domínios que atravessam a membrana, o que a faz dar voltas para um lado e para o outro através da membrana. Alguns dos domínios transmembrana constituem a rota pela qual os prótons são bombeados. O domínio catalítico, que catalisa a hidrólise de ATP incluindo Q e 2 9 9 o resíduo de ácido aspártico que é fosforiPo oer E add ooo Poco lado durante o ciclo catalítico, está na face Sa E add % O Domínio citosólica da membrana. se A Ê SG É regulador Como outras enzimas, a H'-ATPase ss S sos" ar a, da membrana plasmática é regulada bo 9 Ê pe pela concentração de substrato (ATP), q000 (05) E 00 o pH, temperatura e outros fatores. Além 8 é Q CooH : : E p0000 od” pooê $ disso, moléculas de H'-ATPase podem Cecooçeso Soooooo” CITOSOL As H'-ATPases e Ca?'-ATPases da membrana plasmática de plantas e fungos são membros de uma classe conhecida como ATPases do tipo P, fosforiladas como parte do ciclo catalítico que hidrolisa ATP. As H'-ATPases da membrana plasmática de plantas são codificadas por uma família de cerca de uma dúzia de genes. As funções de cada isoforma de H'-ATPase estão começando a ser compreendidas com base em padrões de expressão gênica e na análise funcional de indivíduos de Arabidopsis contendo mutações nulas em genes individuais de H'-ATPases. Algumas H'-ATPases exibem padrões de expressão específicos para cada célula. Por exemplo, diversas H'-ATPases são expressas em células-guarda, onde elas energizam a membrana plasmática para impulsionar a absorção de solutos durante a abertura estomática (ver Capítulo 4). Em geral, a expressão de H'-ATPases é alta em células com funções-chave no movimento de nutrientes, incluindo células da endoderme da raiz e células

envolvidas na absorção de nutrientes do apoplasto que circunda a semente em desenvolvimento. Em células onde múltiplas Hº-ATPases são coexpressas, elas podem ser reguladas de maneira distinta ou funcionar de modo redundante, talvez proporcionando um “mecanismo de segurança” a essa função de transporte tão importante. A Figura 6.16 mostra um modelo dos domínios funcionais da H'-ATPase da membrana plasmática de leveduras, ser reversivelmente ativadas ou desativadas por sinais específicos, como luz, hormônios ou ataque de patógenos. Esse tipo de regulação é mediado por um domínio autoinibitório especializado na extremidade C-terminal da cadeia polipeptídica, que atua para regular a atividade da H'-ATPase (ver Figura 6.16). Se o domínio autoinibitório é removido por uma protease, a enzima torna-se irreversivelmente ativada. O efeito autoinibitório do domínio C-terminal também pode ser regulado pela ação de proteínas quinase e fosfatases, que adicionam grupos fosfatos ou os removem de resíduos de serina ou treonina nesse domínio. A fosforilação recruta proteínas moduladoras de enzimas de ocorrência generalizada chamadas de proteínas 14-3-3, as quais se ligam à região fosforilada e, então, deslocam o domínio autoinibitório, levando à ativação da H'-ATPase. A toxina fúngica fusicocina, que é uma forte ativadora da Hº-ATPase, ativa essa bomba pelo aumento da afinidade de ligação da 14-3-3, mesmo na ausência de fosforilação. O efeito da fusicocina nas H'-ATPases das células-guarda é tão forte que pode levar à abertura estomática irreversível, à murcha e mesmo à morte da planta. A H*-ATPase do tonoplasto aciona a acumulação de solutos nos vacúolos As células vegetais aumentam seu tamanho, principalmente pela absorção de água no grande vacúolo central. Por isso, a pressão osmótica do vacúolo precisa ser conservada suficientemente alta para a entrada de água pro

veniente do citosol. O tonoplasto regula o tráfego de íons e produtos metabólicos entre o citosol e o vacúolo, da mesma forma que a membrana plasmática regula sua absorção para dentro da célula. O transporte no tonoplasto tornou-se uma área de intensa pesquisa após o desenvolvimento de métodos de isolamento de vacúolos intactos e de vesículas do tonoplasto (ver Tópico 6.6 na internet). Esses estudos elucidaram a diversidade de canais de ânions e cátions na membrana do tonoplasto (ver Figura 6.13) e levaram à descoberta de um novo tipo de ATPase bombeadora de prótons, a H'-ATPase vacuolar, que transporta prótons para dentro do vacúolo (ver Figura 6.13). A Hº-ATPase vacuolar difere tanto estrutural como funcionalmente da H'-ATPase da membrana plasmática. A ATPase vacuolar é mais estreitamente relacionada a F-ATPases de mitocôndrias e cloroplastos (ver Capítulo 12), e a ATPase vacuolar, diferentemente das ATPases da membrana plasmática discutida antes, não envolve a formação de um intermediário fosforilado durante a hidrólise de ATP. As ATPases vacuolares pertencem a uma classe geral de ATPases presentes no sistema de endomembranas de todos os eucariotos. Elas são grandes complexos enzimáticos, cerca de 750 kDa, compostos de múltiplas subunidades. Essas subunidades são organizadas em um complexo periférico, V,, que é responsável pela hidrólise de ATP, e um complexo formando um canal integral de membrana, Vo que é responsável pela translocação de Hº através da membrana (Figura 6.17). Devido à similaridade com as F-ATPases, presume-se que as ATPases vacuolares operem como pequenos motores de rotação (ver Capítulo 12). As ATPases vacuolares são bombas eletrogênicas que transportam prótons do citoplasma para o vacúolo e geram uma PMPF através do tonoplasto. O bombeamento eletrogênico de prótons explica o fato de o vacúolo em geral ser 20 a 30 mV mais positivo do que o citoplasma, embora ele ainda seja negativo em relação ao meio externo. Para possibilitar a manutenção da neutralidade elétrica global, ânions como o CI ou o malato” são transportados do citosol para dentro do vacúolo através de canais no tonoplasto. A manutenção da neutralidade elétrica geral pelo transporte de ânions possibilita à H'-ATPase vacuolar gerar um grande gradiente de concentração de prótons (gradiente de pH) através do tonoplasto. Esse gradiente explica o fato de o pH vacuolar normalmente ser de cerca de 5,5, ao passo que o pH

citoplasmático é tipicamente de 7,0 a 7,5. Enquanto o componente elétrico da PMF aciona a absorção de ânions pelo vacúolo, o gradiente de potencial eletroquímico para Hº (fi) é direcionado para acionar a absorção de cátions e açúcares pelo vacúolo por sistemas de transporte secundário (transportador do tipo antiporte) (ver Figura 6.13). Embora o pH da maioria dos vacúolos vegetais seja moderadamente ácido (cerca de 5,5), o pH do vacúolo de algumas espécies é muito mais baixo — fenômeno chamado de hiperacidificação. A hiperacidificação vacuolar é a causa do gosto ácido de certas frutas (limões) e verduras (ruibarbo). Estudos bioquímicos sugeriram que o pH re163 Capítulo 6 e Transporte de Solutos CITOSOL >Vr > Vo LUME DO VACÚOLO Figura 6.17 | Modelo do motor de rotação da V-ATPase. Muitas subunidades de polipeptídeos se unem para formar essa enzima complexa. O complexo catalítico V,, que é facilmente dissociado da membrana, contém os sítios de ligação de nucleotídeos e catalítico. Os componentes de V, são designados por letras maiúsculas. O complexo integral de membrana que promove o transporte de H* é designado Vo, e suas subunidades são designadas por letras minúsculas. Propõe-se que as reações da ATPase catalisadas por cada uma das subunidades A, atuando em sequência, acionem a rotação do eixo (D) e das seis subunidades c. Acredita-se que a rotação das subunidades c em relação à subunidade a acione o transporte de H* através da membrana. (De Kluge et al., 2003.) duzido dos vacúolos de limões (especificamente aqueles das células do gomo produtoras de suco) é devido a uma combinação de fatores: e A baixa permeabilidade da membrana vacuolar a prótons permite o estabelecimento de um gradiente de pH mais pronunciado. * Uma ATPase vacuolar especializada é capaz de bombear prótons de maneira mais eficiente (com menos desperdício de energia) do que as ATPases vacuolares normais. e Ácidos orgânicos, como os ácidos cítrico, málico e oxálico, acumulam-se no vacúolo e ajudam a manter seu baixo pH, agindo como tampões. As H*-pirofosfatases também bombeiam prótons no tonoplasto Outro tipo de bomba de prótons, uma Hº-pirofosfatase (H*-PPase), trabalha em paralelo com a ATPase vacuolar para criar um gradiente de prótons através da membrana do tonoplasto (ver Figura 6.13). Essa enzima consiste em um polipeptídeo único que aproveita a energia da hidrólise do pirofosfato inorgânico (PP) para acionar o transporte de Hº. A energia livre liberada pela hidrólise

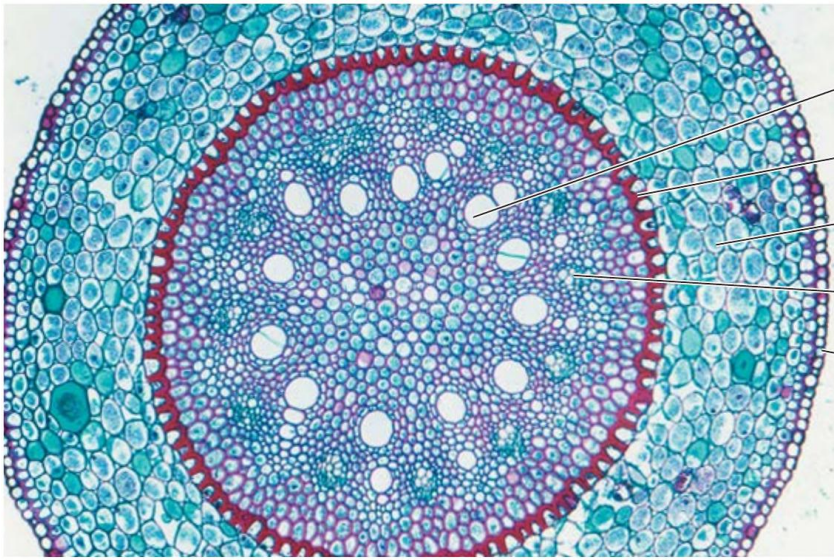
do PP, é menor do que a oriunda da hidrólise do ATP. No entanto, a

164 Unidade! » Hº-PPase transporta somente um H* por molécula de PP, hidrolisada, enquanto a ATPase vacuolar parece transportar dois íons H" por ATP hidrolisado. Assim, a energia disponível por Hº transportado parece ser aproximadamente a mesma, e as duas enzimas mostram-se capazes de gerar gradientes de prótons comparáveis. É interessante saber que a Hº-PPase não é encontrada em animais ou em leveduras, embora enzimas similares estejam presentes em bactérias e protistas. A V-ATPase e a H'-PPase são encontradas em outros compartimentos do sistema de endomembranas além do vacúolo. Coerente com essa distribuição, está se evidenciando que essas ATPases regulam não somente gradientes de H” por si, mas também o movimento de vesículas e a secreção. Além disso, o transporte aumentado de auxina e a divisão celular em indivíduos de Arabidopsis superexpressando uma H'-PPase, e os fenótipos opostos em plantas com atividade reduzida da H'-PPase, indicam conexões entre a atividade da H'-PPase e a síntese, a distribuição e a regulação de transportadores de auxina. Transporte de íons nas raízes Os nutrientes minerais absorvidos pelas raízes são carregados para a parte aérea pela corrente de transpiração que se movimenta pelo xilema (ver Capítulo 4). Tanto a absorção inicial de nutrientes e água quanto o movimento subsequente dessas substâncias desde a superfície da raiz, atravessando o córtex, entrando no xilema, são processos altamente específicos e bem regulados. O transporte de íons através da raiz obedece às mesmas leis biofísicas que governam o transporte celular. No entanto, conforme foi visto no caso do movimento da água (ver Capítulo 4), a anatomia da raiz impõe algumas limitações especiais na rota de movimento iônico. Nesta seção, são discutidos as rotas e os mecanismos envolvidos no movimento radial de íons da superfície da raiz para os elementos traqueais (xilema). Os solutos movem-se tanto através do apoplasto quanto do simplasto Até agora, a discussão do movimento iônico celular não incluiu a parede celular. Em termos do transporte de pequenas moléculas, a parede celular é uma rede de polissacarídeos preenchida de fluido, pela qual os nutrientes minerais se difundem prontamente. Por serem as células vegetais separadas por paredes, os íons podem se difundir através de um tecido (ou ser passivamente carregados pelo fluxo de água) inteiramente pelos espaços intercelulares, sem nunca entrarem em uma célula viva. O continuum de paredes celulares é

denominado espaço extracelular ou apoplasto (ver Figura 4.4). Tipicamente, 5 a 20% do volume de um tecido são ocupados por paredes celulares. Assim como as paredes celulares formam uma fase contínua, os citoplasmas de células vizinhas também o fazem, sendo coletivamente chamados de simplasto. As Transporte e Translocação de Água e Solutos células vegetais são interconectadas por pontes citoplasmáticas chamadas de plasmodesmos (ver Capítulo 1), poros cilíndricos de 20 a 60 nm de diâmetro (Figura 6.18 e Figura 1.6). Cada plasmodesmo é forrado com membrana plasmática e contém um túbulo estreito, o desmotúbulo, que é a continuação do retículo endoplasmático. Em tecidos onde ocorrem quantidades significativas de transporte intercelular, células vizinhas contêm numerosos plasmodesmos, até 15 por micrômetro quadrado de superfície celular. Células secretoras especializadas, como nectários florais e glândulas foliares de sal, têm altas densidades de plasmodesmos. Pela injeção de corantes ou pela realização de medições de resistência elétrica em células contendo grandes números de plasmodesmos, investigadores mostraram que íons inorgânicos, água e pequenas moléculas orgânicas podem mover-se de célula para célula através desses poros. Uma vez que cada plasmodesmo é parcialmente ocluído pelo desmotúbulo e suas proteínas associadas (ver Capítulo 1), o movimento de moléculas grandes como proteínas através dos plasmodesmos requer mecanismos especiais. Os íons, por outro lado, parecem se mover de maneira simplástica pela planta, por simples difusão através de plasmodesmos (ver Capítulo 4). Os íons cruzam o simplasto e o apoplasto A absorção de íons pela raiz (ver Capítulo 5) é mais pronunciada na zona dos pelos do que nas zonas meristemática e de alongamento. As células na zona dos pelos da raiz completaram seu alongamento, mas ainda não iniciaram o crescimento secundário. Os pelos são simplesmente extensões de células epidérmicas específicas que aumentam de maneira significativa a área de superfície disponível para a absorção de íons. Um íon que penetra em uma raiz pode imediatamente entrar no simplasto, cruzando a membrana plasmática de uma célula epidérmica, ou pode penetrar no apoplasto e diTF - Lamela média Membrana plasmática o) Lg Parede celular : m ig Ná Tonoplasto Citoplasma | 4 Vacúolo Plasmodesmo Figura 6.18 Os plasmodesmos conectam o citoplasma de células vizinhas, facilitando, portanto, a comunicação célula a célula.

(A) (B) 165 Capítulo 6 e Transporte de Solutos Figura 6.19 Organização de tecidos em raízes. (A) Corte transversal de uma raiz de uma monocotiledônea da florXilema -de-carniça (gênero Smilax), mostrando a epiderme, o parênguima cortical, Endoderme a endoderme, o xilema e o floema. (B) Diagrama esquemático de um corte Parênquima transversal de raiz, ilustrando as camacortical das de células pelas quais os solutos passam da solução do solo para os eleFloema mentos traqueais. Epiderme | 100 um Parênquima cortical Solução Endoderme do solo Epiderme Parênquima do xilema Elementos traqueais do xilema fundir-se entre as células epidérmicas através das paredes celulares. Do apoplasto do parênquima cortical um íon (ou outro soluto) pode tanto ser transportado através da membrana plasmática de uma célula cortical, assim entrando no simplasto, quanto se difundir radialmente até a endoderme via apoplasto. O apoplasto forma uma fase contínua, da superfície da raiz atravessando o parênquima cortical. Entretanto, em todos os casos, os íons precisam ingressar no simplasto antes de entrarem no estelo, devido à presença da estria de Caspary. Como discutido nos Capítulos 4 e 5, a estria de Caspary é uma camada lignificada ou suberizada que forma anéis ao redor de células especializadas da endoderme (Figura 6.19) e bloqueia eficazmente a entrada de água e solutos dentro do estelo via o apoplasto. O estelo consiste em elementos traqueais mortos circundados por periciclo e células vivas do parênquima do xilema. Uma vez que um íon tenha entrado no estelo pelas conexões simplásticas através da endoderme, ele continua a se difundir através de células vivas. Por fim, o íon é liberado no apoplasto e se difunde dentro das células condutoras do xilema — visto que são células mortas, seus Estelo Estria de Caspary interiores são contínuos com o apoplasto. A estria de Caspary permite que a absorção de nutrientes seja seletiva; ela também impede que os íons se difundam de volta para fora da raiz através do apoplasto. Desse modo, a presença da estria de Caspary permite à planta manter uma concentração de íons mais alta no xilema do que a existente na água do solo que circunda as raízes. As células parenquimáticas do xilema participam de seu carregamento O processo pelo qual os íons saem do simplasto de uma célula do parênquima do xilema e entram nas células condutoras do xilema para translocação para a parte aérea é chamado de carregamento do xilema, um processo

altamente regulado. As células do parênquima do xilema, como outras células vegetais vivas, mantêm atividade das Hº-ATPases e um potencial de membrana negativo. Por estudos eletrofisiológicos e abordagens genéticas, foram identificados transportadores que funcionam especificamente no descarregamento dos solutos para os elementos traqueais. As membranas plasmáticas das células do pa



166 Unidade | o rênquima do xilema contêm bombas de prótons, aquaporinas e uma diversidade de canais de íons e carregadores especializados para influxo ou efluxo. No parênquima do xilema de Arabidopsis, o canal retificador de saída de K* do estelo (SKOR, de stelar outwardly rectifying K” channel) é expresso em células do periciclo e do parênquima do xilema, onde funciona como um canal de efluxo, transportando K* das células vivas para os elementos traqueais. Em indivíduos mutantes de Arabidopsis carentes da proteína de canal SKOR ou em plantas em que o SKOR foi farmacologicamente desativado, o transporte de K' da raiz para a parte aérea é fortemente reduzido, confirmando a função dessa proteína canal. Diversos tipos de canais seletivos de ânions também foram identificados como participantes do descarregamento de CI e NO; do parênquima do xilema. Seca, traTransporte e Translocação de Água e Solutos tamento com ácido abscísico (ABA) ou elevação das concentrações citosólicas de Ca”! (que comumente ocorre em resposta ao ABA) reduzem a atividade dos canais SKOR e dos canais de ânions do parênquima do xilema de raiz, uma resposta que poderia ajudar a manter a hidratação na raiz sob condições de dessecação. Outros canais de íons menos seletivos encontrados na membrana plasmática de células do parênquima do xilema são permeáveis a K*, Na” e ânions. Também foram identificadas outras moléculas de transporte que promovem o carregamento de boro (como ácido bórico [B(OH),] ou borato [B(OH),]), Mg”* e H,PO,”. Assim, no xilema, o fluxo de íons das células do parênquima para os elementos traqueais está sob rigoroso controle metabólico pela regulação de H'-ATPases, canais de efluxo de íons e carregadores da membrana plasmática. RESUMO O movimento biologicamente regulado de moléculas e íons de um local para outro é conhecido como transporte. As plantas trocam solutos dentro de suas células, com seu ambiente local e entre seus tecidos e órgãos. Os processos de transporte tanto local como a longa distância nas plantas são controlados em grande parte por membranas celulares. O transporte iônico nas plantas é vital para sua nutrição mineral e tolerância ao estresse; a modulação de componentes e propriedades do transporte tem potencial para melhorar o valor nutritivo, a tolerância ao estresse e a produtividade das culturas vegetais. Transporte passivo e ativo e Gradientes de concentração e gradientes de potencial elétrico, as principais forças que acionam o transporte através de

membranas biológicas, são integrados por um termo chamado de potencial eletroquímico (Equação 6.8). * O movimento de solutos através de membranas a favor de seus gradientes de energia livre é facilitado por mecanismos de transporte passivo, enquanto o movimento de solutos contra seus gradientes de energia livre é conhecido como transporte ativo e requer a adição de energia (Figura 6.1). Transporte de íons através de barreiras de membrana * A extensão na qual uma membrana permite o movimento de uma substância é uma propriedade conhecida como permeabilidade de membrana (Figura 6.5). A permeabilidade depende da composição lipídica da membrana, das propriedades químicas dos solutos e particularmente de proteínas da membrana que facilitam o transporte de substâncias específicas. Para cada íon que se difunde, a distribuição dessa espécie iônica específica através da membrana que ocorreria no equilíbrio é descrita pela equação de Nernst (Equação 6.10). O transporte de H* através da membrana plasmática de plantas por H*-ATPases é um determinante importante do potencial de membrana (Figuras 6.15, 6.16). Processos de transporte em membranas e As membranas biológicas contêm proteínas especializadas — canais, carregadores e bombas — que facilitam o transporte de solutos (Figura 6.6). O resultado líquido dos processos de transporte pela membrana é que a maioria dos íons é mantida em desequilíbrio com seu entorno. Canais são poros proteicos regulados que, quando abertos, aumentam muito o fluxo de íons e, em alguns casos, moléculas neutras através das membranas (Figuras 6.6, 6.7). Os organismos têm uma grande diversidade de tipos de canais iônicos. Dependendo do tipo, os canais podem ser não seletivos ou altamente seletivos para somente uma espécie iônica. Os canais podem ser regulados por muitos parâmetros, incluindo voltagem, moléculas sinalizadoras intracelulares, ligantes, hormônios e luz (Figuras 6.8, 6.13, 6.14). Carregadores ligam-se a substâncias específicas e as transportam em taxas várias ordens de grandeza menores do que os canais (Figuras 6.6, 6.11). As bombas requerem energia para o transporte. O transporte ativo de H* e Ca? através das membranas plasmáticas de plantas é mediado por bombas (Figura 6.6). Os transportadores ativos secundários em plantas aproveitam a energia do movimento de prótons energeticamente “montanha abaixo” para mediar o transporte energeticamente “montanha acima” de outro soluto (Figura 6.9). No simporte, ambos os solutos transportados movem-

se na mesma direção através da membrana, enquanto, no antiporte, os dois solutos movem-se em direções opostas (Figura 6.10). Proteínas de transporte em membranas e Muitos canais, carregadores e bombas da membrana plasmática e do tonoplasto de plantas foram identificados ao nível molecular (Figura 6.13) e caracterizados usando-se técnicas eletrofisiológicas (Figura 6.8) e bioquímicas.

RESUMO

O movimento biologicamente regulado de moléculas e íons de um local para outro é conhecido como transporte. As plantas trocam solutos dentro de suas células, com seu ambiente local e entre seus tecidos e órgãos. Os processos de transporte tanto local como a longa distância nas plantas são controlados em grande parte por membranas celulares. O transporte iônico nas plantas é vital para sua nutrição mineral e tolerância ao estresse; a modulação de componentes e propriedades do transporte tem potencial para melhorar o valor nutritivo, a tolerância ao estresse e a produtividade das culturas vegetais.

Transporte passivo e ativo

- Gradientes de concentração e gradientes de potencial elétrico, as principais forças que acionam o transporte através de membranas biológicas, são integrados por um termo chamado de potencial eletroquímico (**Equação 6.8**).
- O movimento de solutos através de membranas a favor de seus gradientes de energia livre é facilitado por mecanismos de transporte passivo, enquanto o movimento de solutos contra seus gradientes de energia livre é conhecido como transporte ativo e requer a adição de energia (**Figura 6.1**).

Transporte de íons através de barreiras de membrana

- A extensão na qual uma membrana permite o movimento de uma substância é uma propriedade conhecida como permeabilidade de membrana (**Figura 6.5**).
- A permeabilidade depende da composição lipídica da membrana, das propriedades químicas dos solutos e particularmente de proteínas da membrana que facilitam o transporte de substâncias específicas.
- Para cada íon que se difunde, a distribuição dessa espécie iônica específica através da membrana que ocorreria no equilíbrio é descrita pela equação de Nernst (**Equação 6.10**).
- O transporte de H^+ através da membrana plasmática de plantas por H^+-ATPases é um determinante importante do potencial de membrana (**Figuras 6.15, 6.16**).

Processos de transporte em membranas

- As membranas biológicas contêm proteínas especializadas – canais, carregadores e bombas – que facilitam o transporte de solutos (**Figura 6.6**).
- O resultado líquido dos processos de transporte pela membrana é que a maioria dos íons é mantida em desequilíbrio com seu entorno.
- Canais são poros proteicos regulados que, quando abertos, aumentam muito o fluxo de íons e, em alguns casos, moléculas neutras através das membranas (**Figuras 6.6, 6.7**).
- Os organismos têm uma grande diversidade de tipos de canais iônicos. Dependendo do tipo, os canais podem ser não seletivos ou altamente seletivos para somente uma espécie iônica. Os canais podem ser regulados por muitos parâmetros, incluindo voltagem, moléculas sinalizadoras intracelulares, ligantes, hormônios e luz (**Figuras 6.8, 6.13, 6.14**).
- Carregadores ligam-se a substâncias específicas e as transportam em taxas várias ordens de grandeza menores do que os canais (**Figuras 6.6, 6.11**).
- As bombas requerem energia para o transporte. O transporte ativo de H^+ e Ca^{2+} através das membranas plasmáticas de plantas é mediado por bombas (**Figura 6.6**).
- Os transportadores ativos secundários em plantas aproveitam a energia do movimento de prótons energeticamente "montanha abaixo" para mediar o transporte energeticamente "montanha acima" de outro soluto (**Figura 6.9**).
- No simporte, ambos os solutos transportados movem-se na mesma direção através da membrana, enquanto, no antiporte, os dois solutos movem-se em direções opostas (**Figura 6.10**).

Proteínas de transporte em membranas

- Muitos canais, carregadores e bombas da membrana plasmática e do tonoplasto de plantas foram identificados ao nível molecular (**Figura 6.13**) e caracterizados usando-se técnicas eletrofisiológicas (**Figura 6.8**) e bioquímicas.

e Existem transportadores para diversos compostos nitrogenados, incluindo NO", aminoácidos e peptídeos. e As plantas têm uma grande diversidade de canais de cátions que podem ser classificados de acordo com sua seletividade iônica e seus mecanismos reguladores (Figura 6.14). Várias classes diferentes de carregadores de cátions promovem a absorção de K* para o citosol (Figura 6.13). Transportadores de Na*-H* do tipo antiporte no tonoplasto e na membrana plasmática excluem Na* para o vacúolo e o apoplasto, respectivamente, impedindo assim a acumulação de níveis tóxicos de Na* no citosol (Figura 6.13). O Ca? é um importante mensageiro secundário nas cascatas de transdução de sinal, e sua concentração citosólica é fortemente regulada. Ele entra passivamente no citosol, via canais permeáveis ao Ca?*, e é ativamente removido do citosol por bombas de Ca* e transportadores de Ca?*-H* do tipo antiporte (Figura 6.13). Os carregadores seletivos que medeiam a absorção de NO;, CI", SO, e H;PO, no citosol e os canais aniônicos que medeiam o efluxo não seletivo de ânions do citosol regulam as concentrações celulares desses macronutrientes (Figura 6.13). Os íons de metais essenciais e tóxicos são transportados por proteínas de transporte ZIP de alta afinidade (Figura 6.13). As aquaporinas facilitam o fluxo de água e outras moléculas específicas, incluindo ácido bórico, ácido silícico e arsenito, através de membranas plasmáticas vegetais e permitem a regulação delas por rápidas mudanças na permeabilidade à água em resposta a estímulos ambientais. Capítulo 6 e Transporte de Solutos e Hº-ATPases da membrana plasmática são codificadas por uma família multigênica e sua atividade é reversivelmente controlada por um domínio autoinibitório (Figura 6.16). e Como a membrana plasmática, o tonoplasto também contém ambos os canais de cátions e ânions, bem como uma diversidade de outros transportadores. e Dois tipos de bombas de H* encontrados na membrana vacuolar, V-ATPases e H*-pirofosfatases, regulam a força motriz de prótons através do tonoplasto, a qual, por sua vez, aciona o movimento de outros solutos através dessa membrana via mecanismos de antiporte (Figuras 6.13, 6.17). Transporte de íons nas raízes * Solutos como nutrientes minerais se movem entre células pelo espaço extracelular (apoplasto) ou de citoplasma para citoplasma (via simplasto). O citoplasma de células adjacentes é conec tado por plasmodesmos, que facilitam o transporte

simplástico (Figura 6.18). e Quando um soluto entra na raiz, ele pode ser absorvido no citosol de uma célula epidérmica, ou pode difundir-se pelo apoplasto parênguima cortical e, então, entrar no simplasto por uma célula do parênquima cortical ou endodérmica. e A presença da estria de Caspary impede a difusão apoplástica de solutos no estelo. Os solutos entram no estelo via difusão de células endodérmicas para o periciclo e para células do parênquima do xilema. e Durante o carregamento do xilema, os solutos são liberados das células do parênquima do xilema e, então, se movem para a parte aérea na corrente transpiratória (Figura 6.19). MATERIAL DA INTERNET Tópico 6.1 Relacionando o potencial de membrana à distribuição de vários íons através da membrana: a equação de Goldman A equação de Goldman é usada para calcular a permeabilidade da membrana a mais de um íon. Tópico 6.2 Estudos em patch clamping em células vegetais Patch clamping é aplicado a células vegetais para estudos eletrofisiológicos. Tópico 6.3 Quimiosmose em ação A teoria quimiosmótica explica como os gradientes elétricos e de concentração são usados para realizar trabalho celular. Tópico 6.4 Análise cinética de sistemas de transportadores múltiplos A aplicação de princípios de cinética enzimática para os sistemas de transporte proporciona uma maneira eficaz de caracterizar carregadores diferentes. e Tópico 6.5 Transportadores ABC em plantas Os transportadores do tipo cassete de ligação de ATP (ABC) são uma grande família de proteínas de transporte ativo energizadas diretamente por ATP. Tópico 6.6 Estudos de transporte com vacúolos isolados e vesículas de membrana Certas técnicas experimentais permitem o isolamento de vesículas de tonoplasto e de membrana plasmática para estudo. Ensaio 6.1 Canais de potássio Vários canais de K* em plantas foram caracterizados. Ensaio 6.2 Calmodulina: um transdutor de sinal simples, mas multifacetado Este ensaio descreve como a CaM interage com um amplo conjunto de proteínas celulares e como essas interações proteína-proteína atuam para converter alterações na concentração de Ca?* em uma complexa rede de respostas bioquímicas. 167

- Existem transportadores para diversos compostos nitrogenados, incluindo NO_3^-, aminoácidos e peptídeos.
- As plantas têm uma grande diversidade de canais de cátions que podem ser classificados de acordo com sua seletividade iônica e seus mecanismos reguladores (**Figura 6.14**).
- Várias classes diferentes de carregadores de cátions promovem a absorção de K^+ para o citosol (**Figura 6.13**).
- Transportadores de Na^+-H^+ do tipo antiporte no tonoplasto e na membrana plasmática excluem Na^+ para o vacúolo e o apoplasto, respectivamente, impedindo assim a acumulação de níveis tóxicos de Na^+ no citosol (**Figura 6.13**).
- O Ca^{2+} é um importante mensageiro secundário nas cascatas de transdução de sinal, e sua concentração citosólica é fortemente regulada. Ele entra passivamente no citosol, via canais permeáveis ao Ca^{2+}, e é ativamente removido do citosol por bombas de Ca^+ e transportadores de Ca^{2+}-H^+ do tipo antiporte (**Figura 6.13**).
- Os carregadores seletivos que medeiam a absorção de NO_3^-, Cl^-, SO_4^- e $H_2PO_4^-$ no citosol e os canais aniônicos que medeiam o efluxo não seletivo de ânions do citosol regulam as concentrações celulares desses macronutrientes (**Figura 6.13**).
- Os íons de metais essenciais e tóxicos são transportados por proteínas de transporte ZIP de alta afinidade (**Figura 6.13**).
- As aquaporinas facilitam o fluxo de água e outras moléculas específicas, incluindo ácido bórico, ácido silícico e arsenito, através de membranas plasmáticas vegetais e permitem a regulação delas por rápidas mudanças na permeabilidade à água em resposta a estímulos ambientais.
- H^+-ATPases da membrana plasmática são codificadas por uma família multigênica e sua atividade é reversivelmente controlada por um domínio autoinibitório (**Figura 6.16**).
- Como a membrana plasmática, o tonoplasto também contém ambos os canais de cátions e ânions, bem como uma diversidade de outros transportadores.
- Dois tipos de bombas de H^+ encontrados na membrana vacuolar, V-ATPases e H^+-pirofosfatases, regulam a força motriz de prótons através do tonoplasto, a qual, por sua vez, aciona o movimento de outros solutos através dessa membrana via mecanismos de antiporte (**Figuras 6.13, 6.17**).

Transporte de íons nas raízes

- Solutos como nutrientes minerais se movem entre células pelo espaço extracelular (apoplasto) ou de citoplasma para citoplasma (via simplasto). O citoplasma de células adjacentes é conectado por plasmodesmos, que facilitam o transporte simplástico (**Figura 6.18**).
- Quando um soluto entra na raiz, ele pode ser absorvido no citosol de uma célula epidérmica, ou pode difundir-se pelo apoplasto parênquima cortical e, então, entrar no simplasto por uma célula do parênquima cortical ou endodérmica.
- A presença da estria de Caspary impede a difusão apoplástica de solutos no estelo. Os solutos entram no estelo via difusão de células endodérmicas para o periciclo e para células do parênquima do xilema.
- Durante o carregamento do xilema, os solutos são liberados das células do parênquima do xilema e, então, se movem para a parte aérea na corrente transpiratória (**Figura 6.19**).

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 6.1 **Relacionando o potencial de membrana à distribuição de vários íons através da membrana: a equação de Goldman** A equação de Goldman é usada para calcular a permeabilidade da membrana a mais de um íon.
- Tópico 6.2 **Estudos em *patch clamping* em células vegetais** *Patch clamping* é aplicado a células vegetais para estudos eletrofisiológicos.
- Tópico 6.3 **Quimiosmose em ação** A teoria quimiosmótica explica como os gradientes elétricos e de concentração são usados para realizar trabalho celular.
- Tópico 6.4 **Análise cinética de sistemas de transportadores múltiplos** A aplicação de princípios de cinética enzimática para os sistemas de transporte proporciona uma maneira eficaz de caracterizar carregadores diferentes.
- Tópico 6.5 **Transportadores ABC em plantas** Os transportadores do tipo cassete de ligação de ATP (ABC) são uma grande família de proteínas de transporte ativo energizadas diretamente por ATP.
- Tópico 6.6 **Estudos de transporte com vacúolos isolados e vesículas de membrana** Certas técnicas experimentais permitem o isolamento de vesículas de tonoplasto e de membrana plasmática para estudo.

- Ensaio 6.1 **Canais de potássio** Vários canais de K^+ em plantas foram caracterizados.
- Ensaio 6.2 **Calmodulina: um transdutor de sinal simples, mas multifacetado** Este ensaio descreve como a CaM interage com um amplo conjunto de proteínas celulares e como essas interações proteína-proteína atuam para converter alterações na concentração de Ca^{2+} em uma complexa rede de respostas bioquímicas.

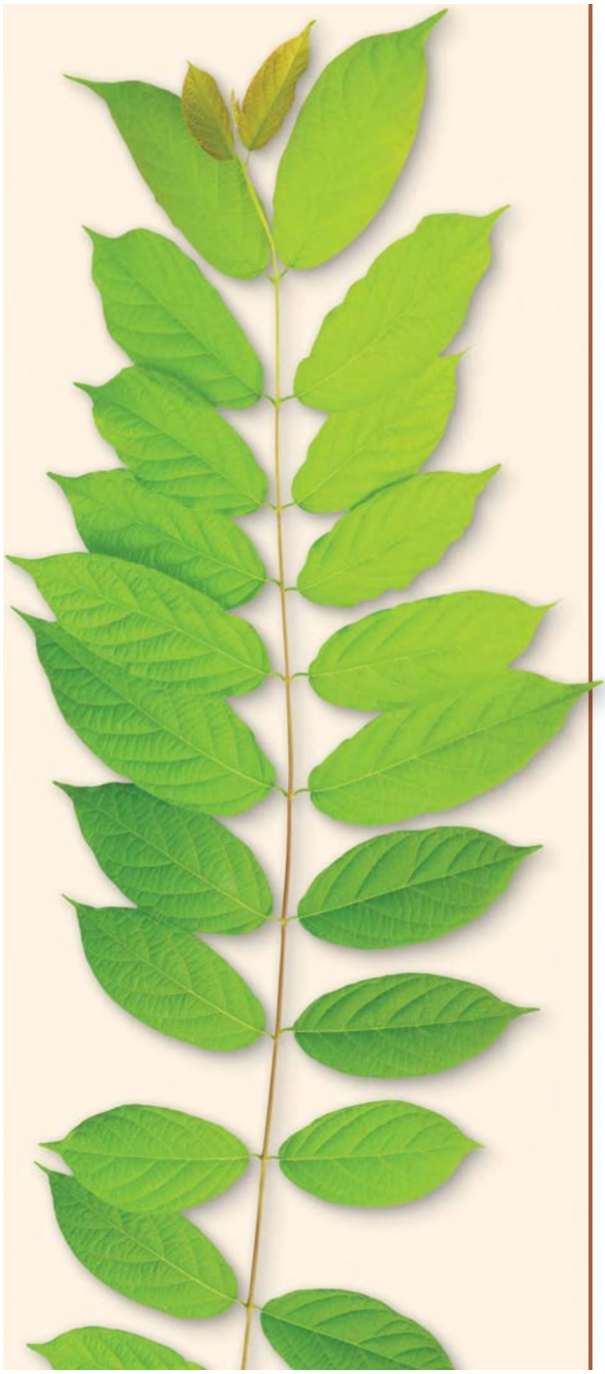
 Leituras sugeridas Barbier-Brygoo, H,, Vinauger, M., Colcombet, J., Ephritikhine, G., Frachisse, J., and Maurel, C. (2000) Anion channels in higher plants: Functional characterization, molecular structure and physiological role. Biochim. Biophys. Acta 1465: 199-218. Buchanan, B. B., Gruissem, W., and Jones, R. L., eds. (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD. Burch-Smith, T. M, and Zambryski, P. C. (2012) Plasmodesmata paradigm shift: Regulation from without versus within. Annu. Rev. Plant. Biol. 63: 239-260. Harold, F. M. (1986) The Vital Force: A Study of Bioenergetics. W. H. Freeman, New York. Jammes, F., Hu, H. C, Villiers, F., Bouten, R., and Kwak, J. M. (2011) Calcium-permeable channels in plant cells. FEBS J. 278: 4262-4276. Li, G. Santoni, V. and Maurel, C. (2013) Plant aquaporins: Roles in plant physiology. Biochim. Biophys. Acta 1840: 1574-1582. Marschner, H. (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London. Martinoia, E. Meyer, S., De Angeli, A., and Nagy, R. (2012) Vacuolar transporters in their physiological context. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 183-2183. Munns, R., James, R. A., Xu, B., Athman, A., Conn, 8S.J. Jordans, €. Byrt, €.S., Hare, R. A, Tyerman, S. D, Tester, M., et al. (2012) Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na” transporter gene. Nat. Biotechnol. 30: 360-364. Nobel, P. (1991) Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, San Diego, CA. Palmgren, M. G. (2001) Plant plasma membrane H'-ATPases: Powerhouses for nutrient uptake. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 817-845. Roelfsema, M.R., and Hedrich, R. (2005) In the light of stomatal opening: New insights into “the Watergate.” New Phytol. 167: 665-691. Schroeder, J. I., Delhaize, E., Frommer, W. B. Guerinot, M.L,, Harrison, M.]J., Herrera-Estrella, L., Horie, T., Kochian, L. V. Munns, R, Nishizawa, N. K, et al. (2013) Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. Nature 497: 60-66. Ward, J. M., Mãser, P. and Schroeder, J. I. (2009). Plant ion channels: Gene families, physiology, and functional genomics analyses. Annu. Rev. Plant Biol. 71: 59-82. Yamaguchi, T., Hamamoto, S., and Uozumi, N. (2013) Sodium transport system in plant cells. Front. Plant Sci. 4: 410. Yazaki, K, Shitan, N, Sugiyama, A, and Takanashi, K. (2009)

Cell and molecular biology of ATP-binding cassette proteins in plants. Int. Rev. Cell Mol. Biol. 276: 263-299.

UNIDADE II Bioquimica e Metabolismo

UNIDADE II Capítulo 7 Fotossíntese: Reações Luminosas Capítulo 8 Fotossíntese: Reações de Carboxilação Capítulo 9 Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas Capítulo 10 Biologia dos Estômatos Capítulo 11 Translocação no Floema Capítulo 12 Respiração e Metabolismo de Lipídeos Capítulo 13 Assimilação de Nutrientes Inorgânicos

Fotossintese: Reações Luminosas A vida na Terra depende, em última análise, da energia vinda do sol. A fotossíntese é o único processo de importância biológica que pode aproveitar essa energia. Uma grande fração dos recursos energéticos do planeta resulta da atividade fotossintética em épocas recentes ou passadas (combustíveis fósseis). Este capítulo introduz os princípios físicos básicos que fundamentam o armazenamento de energia fotossintética, bem como os conhecimentos recentes sobre a estrutura e a função do aparelho fotossintético. O termo fotossíntese significa, literalmente, “síntese utilizando a luz”. Como será visto neste capítulo, os organismos fotossintetizantes utilizam a energia solar para sintetizar compostos carbonados complexos. Mais especificamente, a energia luminosa impulsiona a síntese de carboidratos e a liberação de oxigênio a partir de dióxido de carbono e água: 6CO, + 6H0 > CHo0, + 60, Dióxido de Água Carboidrato Oxigênio carbono A energia armazenada nessas moléculas pode ser utilizada mais tarde para impulsionar processos celulares na planta e servir como fonte de energia para todas as formas de vida. Este capítulo aborda o papel da luz na fotossíntese, a estrutura do aparelho fotossintético e os processos que iniciam com a excitação da clorofila pela luz e culminam na síntese de ATP e NADPH. Fotossíntese nas plantas superiores O mais ativo dos tecidos fotossintéticos das plantas superiores é o mesofilo. As células do mesofilo possuem muitos cloroplastos, os quais contêm os pigmentos verdes especializados na absorção da luz, as clorofilas. Durante a fotossíntese, a planta utiliza a energia solar para oxidar a água, consequentemente liberando oxigênio, e para reduzir o dióxido de carbono, formando assim grandes compostos carbonados, sobretudo açúcares. A complexa série de reações, que culmina na redução do CO», inclui as reações dos tilacoides e as de fixação do carbono.



172 Unidade Il o Bioquímica e Metabolismo Componente de Edi magnético Direção de propagação Campo elétrico Figura 7.1. Luz é uma onda eletromagnética transversa que consiste em campos oscilantes, elétrico e magnético, perpendiculares um ao outro e à direção de propagação da luz. Ela move-se com uma velocidade de 3,0 x 10º ms". O comprimento de onda (2) é a distância entre sucessivos picos de onda. As reações de fotossíntese dos tilacoides ocorrem em membranas internas especializadas, encontradas nos cloroplastos e chamadas de tilacoides (ver Capítulo 1). Os produtos finais dessas reações dos tilacoides são os compostos de alta energia ATP e NADPH,, utilizados para a síntese de açúcares nas reações de fixação do carbono. Esses processos de síntese ocorrem no estroma do cloroplasto, a região aquosa que circunda os tilacoides. As reações dos tilacoides, também chamadas de "reações luminosas" da fotossíntese, são o assunto deste capítulo; as reações de fixação do carbono serão discutidas no Capítulo 8. No cloroplasto, a energia luminosa é convertida em energia química por duas unidades funcionais diferentes denominadas fotossistemas. A energia absorvida da luz é utilizada para impulsionar a transferência de elétrons por uma série de compostos que atuam como doadores e aceptores desses elétrons. A maior parte dos elétrons é extraída da H,O, a qual é oxidada a O», e, por fim, reduz NADP* a NADPH. A energia luminosa também é utilizada para gerar a força motriz de prótons (ver Capítulo 6) através da membrana do tilacoide; essa força motriz é utilizada para sintetizar ATP. Comprimento de onda, À (nm) lo qr! 10 103 10º 102 Frequência, v (Hz) E doe qe dor que que Raios Raios Ultra- InfraTipo de radiação gama X 400 Espectro visível 750 Altaenerga

2,0 (A) Emissão solar (B) Energia na superfície da Terra (C) Absorção Is da clorofila Irradiância (W m-=2 nm-?) 0,5 | I I | 800 1.200 1.600 2.000 Comprimento de onda, 2 (nm) 4 00 Espectro visível Figura 7.3 O espectro solar e sua relação com o espectro de absorção da clorofila. A curva A representa a emissão de energia pelo sol em função do comprimento de onda. A curva B é a energia que atinge a superfície da Terra. Os íngremes vales na região do infravermelho além dos 700 nm representam a absorção da energia solar pelas moléculas na atmosfera, principalmente vapor de água. A curva C é o espectro de absorção da clorofila, a qual absorve fortemente nas regiões do azul (cerca de 430 nm) e do vermelho (cerca de 660 nm) do espectro. Devido à pouca eficiência na absorção da luz verde na faixa intermediária da região do espectro visível, parte dela é refletida para o olho humano e dá às plantas sua coloração verde característica. cias levemente superiores (comprimentos de onda mais curtos) está na faixa do ultravioleta do espectro, e luz com frequências levemente inferiores (comprimentos de onda mais longos) está na faixa do infravermelho. A radiação global emitida pelo sol é mostrada na Figura 7.3, junto com a densidade de energia que chega à superfície da Terra. O espectro de absorção da clorofila a (curva verde na Figura 7.3) indica a porção aproximada da radiação solar que é utilizada pelas plantas. Um espectro de absorção fornece informações sobre a quantidade de energia luminosa captada ou absorvida por uma molécula ou substância em função do comprimento Monocromador Luz Luz Prisma Amostra transmitida Fotodetector 173 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas de onda da luz. O espectro de absorção de determinada substância em um solvente não absorvente pode ser determinado com um espectrofotômetro, conforme ilustrado na Figura 7.4. A espectrofotometria, técnica utilizada para medir a absorção da luz por uma amostra, é discutida de modo mais completo no Tópico 7.1 na internet. As moléculas alteram seu estado eletrônico quando absorvem ou emitem luz A clorofila parece verde ao olho humano porque ela absorve luz principalmente nas porções vermelha e azul do espectro. Desse modo, apenas uma parte da luz enriquecida nos comprimentos de onda do verde (cerca de 550 nm) é refletida para o olho humano (ver Figura 7.3). A absorção da luz é representada pela Equação 7.3, na qual a clorofila (Chl) em seu estado mais baixo de energia, ou

estado de base, absorve um fóton (representado por hv) e faz a transição para um estado de maior energia, ou estado excitado (ChI*): ChI + hv > ChI* (7.3) A distribuição de elétrons na molécula excitada é, de certa forma, diferente da distribuição na molécula em estado-base (Figura 7.5). A absorção da luz azul excita a clorofila a um estado energético mais elevado do que a absorção de luz vermelha, pois a energia dos fótons é maior quando seus comprimentos de onda são mais curtos. No estado de maior excitação, a clorofila é extremamente instável; ela rapidamente libera parte de sua energia ao meio como calor, entrando em um estado de menor excitação, no qual pode permanecer estável por um máximo de alguns nanossegundos (10? s). Devido à instabilidade inerente do estado excitado, qualquer processo que capture sua energia deve ser extremamente rápido. No estado de menor excitação, a clorofila excitada possui quatro rotas alternativas para liberar a energia disponível: 1. A clorofila excitada pode reemitir um fóton e, assim, retornar a seu estado-base — um processo conhecido como fluorescência. Quando isso acontece, o comprimento de onda da fluorescência é levemente mais longo (e com menor energia) do que o comprimento de onda de absorção, pois uma parte da energia de Figura 7.4 Diagrama esquemático de um espectrofotômetro. O instrumento consiste em uma fonte luminosa, um monocromador que contém o seletor de comprimentos de onda do tipo prisma, um receptáculo para Impressora ou computador amostras, um fotodetector e uma impressora ou computador. O comprimento de onda emitido pelo monocromador pode ser alterado por rotação do prisma; o gráfico de absorà (nm) da 1 / -aLuz monocromática incidente bância (4) versus comprimento de onda (2) é denominado espectro.

174 (A) E N o (e) “E N 51 3 E [o] “lol 5 A Ee (O) fo) qe) a [o E) g o O o Qi = o) < > Unidade Il o —— Perda como calor Bioquímica e Metabolismo (B) Estado de maior excitação Estado de menor excitação Fluorescência A ss de energia pela emissão de luz de 2 mais longo) Estado-base (estado de menor energia) Fluorescência Absorção 400 Azul 500 600 Vermelho 700 800 (uu) Y 'epuo op ojuawduo) 900 (A) Clorofilas 2 H Figura 7.5 Absorção e emissão de luz pela clorofila. (A) Diagrama mostrando o nível energético. A absorção ou emissão de luz é indicada pelas linhas verticais que conectam o estado-base com os estados excitados dos elétrons. As bandas de absorção da clorofila no azul e no vermelho (que absorvem fótons azuis e vermelhos, respectivamente) correspondem às setas verticais para cima, significando que a energia absorvida da luz provoca uma alteração na molécula do estado-base para um estado excitado. A seta que aponta para baixo indica fluorescência, em que a molécula vai do estado de menor excitação para o estado-base, reemitindo energia na forma de fótons. (B) Espectros de absorção e fluorescência. A banda de absorção nos comprimentos de onda longos (vermelho) da clorofila corresponde à luz que possui a energia necessária para causar a transição do estado-base para o primeiro estado de excitação. A banda de absorção nos comprimentos de onda curtos (azul) corresponde à transição para o estado de maior excitação. H5€ H Clorofila b Ha€ CH; H (B) Carotenoides (0) CH, COOCH; a CH; oc CH, CH fo) Hs 7 Se—CcH a HC / =cH CH 4 | Sc—cH Cc—cH; He / £ à >cH (CH)s Hc7 HC—CH ZM 3 HH, (CH)); Hc HC ZH — CH = = 3 H,C—HC E > (CH) HCZ CH; A RA () AN H,€ CH; CH; 3 Clorofila a f-caroteno Bacterioclorofila a (C) Pigmentos bilinas HOOC—CH,—CH1 = =— H HOOC—CH,—CH LS Ficoeritrobilina Figura 7.6 Estrutura molecular de alguns pigmentos fotossintetizantes. (A) As clorofilas possuem uma estrutura de anel do tipo porfirina com um íon magnésio (Mg) coordenado no centro e uma longa cauda de hidrocarbonetos hidrofóbicos que as ancora nas membranas fotossintéticas. NH O anel do tipo porfirina é o sítio dos SH rearranjos eletrônicos que ocorrem quando a clorofila é excitada e dos NH elétrons não pareados quando ela é oxidada ou reduzida. As diversas clorofilas diferem principalmente nos N substituintes ao redor dos anéis e nos Á É padrões de ligações duplas. (B) Os caH — rotenoides são polienos lineares que NH

servem tanto como pigmentos das antenas quanto como agentes fotoprotetores. (C) Os pigmentos bilinas são tetrapirróis de cadeia aberta encontrados nas antenas e conhecidos como ficobilissomos, que ocorrem nas cianobactérias e nas algas vermelhas.

excitação é convertida em calor antes da emissão do fóton fluorescente. As clorofilas fluorescem na região vermelha do espectro. 2. A clorofila excitada pode retornar a seu estado-base pela conversão direta de sua energia de excitação em calor, sem a emissão de um fóton. 3. A clorofila pode participar na transferência de energia, durante a qual uma molécula excitada de clorofila transfere sua energia para outra molécula. 4. Um quarto processo é a fotoquímica, na qual a energia do estado excitado provoca a ocorrência de reações químicas. As reações fotoquímicas da fotossíntese estão entre as reações químicas mais rápidas conhecidas. Essa velocidade extrema é necessária para que a fotoquímica possa competir com as outras três reações possíveis do estado excitado, descritas anteriormente. Os pigmentos fotossintetizantes absorvem a luz que impulsiona a fotossíntese A energia da luz solar é absorvida primeiro pelos pigmentos da planta. Todos os pigmentos ativos na fotossíntese são encontrados nos cloroplastos. A estrutura e o espectro de absorção de vários pigmentos fotossintetizantes são mostrados nas Figuras 7.6 e 7.7, respectivamente. As clorofilas e as bacterioclorofilas (pigmento encontrado em algumas bactérias) são pigmentos típicos de organismos fotossintetizantes. As clorofilas a e b são abundantes nas plantas verdes, easc, de fsão encontradas em alguns protistas e cianobactérias. Muitos tipos diferentes de bacterioclorofilas já foram encontrados, o tipo a é o mais amplamente distribuído. O Tópico 7.2 na internet mostra a distribuição de pigmentos dos diferentes tipos de organismos fotossintetizantes. Todas as clorofilas têm uma complexa estrutura em anel, que é quimicamente relacionada com os grupos do tipo porfirina encontrados na hemoglobina e nos citocromos (ver Figura 7.64). Uma longa cauda de hidrocarbonetos quase sempre está ligada à estrutura do anel. A cauda ancora a clorofila à porção hidrofóbica de seu ambiente. Absorção o o ES a o N 175 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas A estrutura em anel contém alguns elétrons frouxamente ligados, e é a parte da molécula envolvida nas transições eletrônicas e nas reações redox (redução-oxidação). Os diferentes tipos de carotenoides encontrados nos organismos fotossintetizantes são moléculas lineares com múltiplas ligações duplas conjugadas (ver Figura 7.6B). As bandas de absorção na região dos 400 a 500 nm dão aos carotenoides sua coloração alaranjada característica. A cor das cenouras, por

exemplo, deve-se ao B-caroteno, um carotenoide cuja estrutura e espectro de absorção são mostrados nas Figuras 7.6 e 7.7, respectivamente. Os carotenoides são encontrados em todos os organismos fotossintetizantes naturais. Eles são constituintes integrais das membranas dos tilacoides e, em geral, estão intimamente associados às proteínas que formam o aparelho fotossintetizante. A energia da luz absorvida pelos carotenoides é transferida à clorofila para o processo de fotossíntese; em decorrência desse papel que desempenham, são chamados de pigmentos acessórios. Os carotenoides também ajudam a proteger o organismo de danos causados pela luz (ver p. 196 deste capítulo e Capítulo 9). Experimentos-chave para a compreensão da fotossíntese Foram necessárias várias centenas de anos e a contribuição de muitos cientistas para o estabelecimento da equação química geral da fotossíntese (referências bibliográficas para o desenvolvimento histórico podem ser encontradas na página da internet para este livro). Em 1771, Joseph Priestley observou que um pequeno ramo de menta, crescendo no ar onde uma vela havia apagado, melhorou aquele ar, de modo que outra vela podia acender. Ele descobrira a liberação de oxigênio pelas plantas. O biólogo — f-caroteno — Chla -——— Chl b — Bchla Figura 7.7 Espectros de ab— Chld sorção de alguns dos pigmentos — Ficoeritrobilina da fotossintetizantes, incluindo B-caroteno, clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), bacterioclorofila a (Bchl a), clorofila d (Chl d) e ficoeritrobilina. Os espectros de absorção mostrados são para pigmentos puros dissolvidos em solventes não polares, exceto para a ficoeritrina, uma proteína das cianobactérias que contém um cromóforo de ficoeritrobilina covalentemente ligado à cadeia peptídica. Em muitos casos, os espectros dos pigmentos fotossintetizantes in vivo são substancialmente afetal 500 600 Comprimento de onda (nm) I 300 400 700 l 800 900 dos pelo ambiente dos pigmentos na membrana fotossintetizante.

176 Unidade Il * Bioquímica e Metabolismo holandês Jan Ingenhousz documentou o papel essencial da luz na fotossíntese, em 1779. Outros cientistas estabeleceram os papéis do CO, e da H,O e mostraram que a matéria orgânica, especificamente os carboidratos, é um produto da fotossíntese, em conjunto com o oxigênio. Ao final do século XIX, a reação química geral, em equilíbrio, para a fotossíntese podia ser escrita da seguinte forma: Luz, planta 6 CO, + 6H,0 »5CH,0, + 60, (74) onde CH,,O, representa um açúcar simples, assim como a glicose. Conforme será discutido no Capítulo 8, a glicose não é o produto das reações de carboxilação; assim, esta parte da equação não deve ser considerada literalmente. No entanto, a energia contida na equação real é aproximadamente a mesma da apresentada aqui. As reações químicas da fotossíntese são complexas. Pelo menos 50 etapas de reações intermediárias já foram identificadas, e etapas adicionais sem dúvida serão descobertas. Um dos primeiros indícios sobre a natureza do processo químico essencial da fotossíntese veio na década de 1920, oriundo de investigações realizadas com bactérias fotossintetizantes que não produzem oxigênio como produto final. De seus estudos com essas bactérias, €. B. van Niel concluiu que a fotossintetizante é um processo redox. Essa conclusão tem servido como um conceito fundamental no qual se basearam todas as pesquisas subsequentes sobre fotossíntese. Agora a atenção será dirigida à relação entre a atividade fotossintética e o espectro da luz absorvida. Serão discutidos alguns dos experimentos críticos que contribuíram para o conhecimento atual da fotossíntese e consideradas as equações para as reações químicas essenciais da fotossíntese. Os espectros de ação relacionam a absorção de luz à atividade fotossintética O uso de espectros de ação tem sido central ao desenvolvimento de nossa compreensão atual sobre a fotossíntese. Um espectro de ação mostra a magnitude da resposta de 4) x Sa > õ — Espectro de absorção N 0) po Espectro de ação vo [= o, 2s 28 OH Lou Ko) l l l] 400 500 600 700 800 Comprimento de onda (nm) «— Espectro visível ———————— | Vermelho-distante e infravermelho um sistema biológico à luz em função do comprimento de onda. Por exemplo, um espectro de ação para fotossíntese pode ser construído a partir de medições da liberação de oxigênio em diferentes comprimentos de onda (Figura 7.8). Com frequência, um espectro de ação pode identificar o cromóforo (pigmento) responsável por um fenômeno

especial induzido pela luz. Alguns dos primeiros espectros de ação foram medidos por T. W. Engelmann no final do século XIX (Figura 7.9). Engelmann utilizou um prisma para dispersar a luz solar em um arco-íris, a qual incidia sobre um filamento de alga aquático. Uma população de bactérias dependentes de oxigênio foi introduzida no sistema. As bactérias reuniam-se nas regiões dos filamentos que liberavam a maior quantidade de O,. Essas eram as regiões iluminadas por luz azul e vermelha, as quais são fortemente absorvidas pelas clorofilas. Hoje, espectros de ação podem ser medidos em espectrógrafos do tamanho de uma sala, onde enormes monocromadores banham as amostras em luz monocromática. A tecnologia é mais sofisticada, porém o princípio é o mesmo dos experimentos de Engelmann. Os espectros de ação foram muito importantes na descoberta de dois fotossistemas distintos que operam em organismos fotossintetizantes produtores de O,. Antes de introduzir os dois fotossistemas, contudo, é preciso descrever as antenas de captação de luz e a necessidade energética da fotossíntese. A fotossíntese ocorre em complexos contendo antenas de captação de luz e centros fotoquímicos de reação Uma porção da energia da luz absorvida pelas clorofilas e pelos carotenoides é no final armazenada como energia química via formação de ligações químicas. Essa conversão de energia de uma forma para outra é um processo complexo que depende da cooperação entre muitas moléculas de pigmentos e um grupo de proteínas de transferência de elétrons. A maior parte dos pigmentos serve como um complexo antena, coletando luz e transferindo a energia para o complexo dos centros de reação, onde acontecem as reaFigura 7.8 Espectro de ação comparado com um espectro de absorção. O espectro de absorção é medido conforme mostra a Figura 7.4. Um espectro de ação é medido plotando-se uma resposta à luz, tal como a liberação de oxigênio, em função do comprimento de onda. Se o pigmento usado para obter o espectro de absorção for o mesmo que causa a resposta, os espectros de absorção e de ação coincidirão. No exemplo mostrado aqui, o espectro de ação para a liberação de oxigênio coincide bastante com o espectro de absorção de cloroplastos intactos, indicando que a absorção de luz pelas clorofilas regula a liberação de oxigênio. Algumas discrepâncias são encontradas na região de absorção pelos carotenoides, de 450 a 550 nm, indicando que a transferência de energia dos carotenoides para as clorofilas não é tão eficaz quanto a transferência de energia entre

as clorofilas.

Comprimento de onda (nm) 400 500 600 700 T T 1 Bactérias aerotáticas Célula de Spirogyra Ir : Cloroplastos .. espirais Luz Figura 7.9 Diagrama esquemático das medições do espectro de ação por T. W. Engelmann. Engelmann projetou um espectro de luz sobre os cloroplastos espirais da alga verde filamentosa Spirogyra e observou que bactérias dependentes de oxigênio introduzidas no sistema se acumulavam na região do espectro onde havia absorção pelos pigmentos de clorofila. Esse espectro de ação forneceu as primeiras indicações sobre a eficácia da luz absorvida pelos pigmentos no funcionamento da fotossíntese. ções químicas de oxidação e redução que levam ao armazenamento de energia a longo prazo (Figura 7.10). A estrutura molecular de alguns complexos antena e dos centros de reação será discutida mais adiante neste capítulo. Como a planta se beneficia dessa divisão de trabalho entre os pigmentos das antenas e os pigmentos dos centros de reação? Mesmo sob alta radiação solar, uma única molécula de clorofila absorve apenas uns poucos fótons a cada segundo. Se houvesse um centro de reação completo associado a cada molécula de clorofila, as enzimas do centro de reação estariam ociosas na maior parte do tempo, sendo ativadas apenas ocasionalmente pela absorção de um fóton. Entretanto, se um centro de reação receber energia de muitos pigmentos de uma só vez, o sistema é mantido ativo por uma grande fração de tempo. Em 1932, Robert Emerson e William Arnold realizaram um experimento-chave que forneceu a primeira evidência da cooperação de muitas moléculas de clorofila na conver177 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Transferência de energia Transferência de elétrons A. A. r V N Luz Moléculas de pigmentos Aceptor Doador Complexo antena Figura 7.10 Conceito básico da transferência de energia durante a fotossíntese. Muitos pigmentos juntos servem como uma antena, coletando a luz e transferindo sua energia para o centro de reação, onde as reações químicas armazenam parte dessa energia por transferência de elétrons de um pigmento de clorofila para uma molécula aceptora de elétrons. Um doador de elétrons, então, reduz a clorofila novamente. A transferência de energia na antena é um fenômeno puramente físico e não envolve qualquer alteração química. são de energia durante a fotossíntese. Eles forneceram brevíssimos flashes (10 s) de luz a uma suspensão aquosa da alga verde Chlorella pyrenoidosa e mediram a quantidade de oxigênio

produzido. Os flashes foram separados por cerca de 0,1, intervalo que Emerson e Arnold determinaram em experimentos anteriores como longo o suficiente para que as etapas enzimáticas do processo fossem completadas antes da chegada do flash seguinte. Os pesquisadores variaram a energia dos flashes e descobriram que, em energias altas, a produção de oxigênio não aumentava quando um flash mais intenso era fornecido: o sistema fotossintetizante estava saturado com luz (Figura 7.11). Em suas medições da relação entre a produção de oxigênio e a energia do flash, Emerson e Arnold se surpreenderam ao descobrir que, sob condições de saturação luminosa, apenas 1 molécula de oxigênio era produzida para cada 2.500 moléculas de clorofila na amostra. Hoje, sabe-se que centenas de pigmentos estão associadas a cada centro de reação e que cada centro de reação necessita operar quatro vezes para produzir 1 molécula de oxigênio — daí o valor de 2.500 clorofilas por O». Os centros de reação e a maior parte dos complexos antena são componentes integrais da membrana fotossintética. Nos organismos eucarióticos fotossintetizantes, tais membranas estão localizadas dentro dos cloroplastos; nos procariotos fotossintetizantes, o sítio da fotossíntese é a membrana plasmática ou as membranas dela derivadas. O gráfico mostrado na Figura 7.11 permite calcular outro parâmetro importante das reações luminosas da fotossíntese, a produtividade quântica. A produtividade quântica da fotoquímica (db) é definida da seguinte forma: Número de produtos da fotoquímica (7.5) Número total de quanta absorvidos

 Produtividade máxima = 1 05/2.500 moléculas de clorofila quântica 1 05/9-10 quanta absorvidos O; produzido por flash > Alta intensidade Baixa < intensidade Energia do flash (número de fótons) Figura 7.11 . Relação entre a produção de oxigênio e a energia de um flash, a primeira evidência da interação entre os pigmentos da antena e o centro de reação. Em condições de saturação de energia, a quantidade máxima de O, produzido é uma molécula para cada 2.500 moléculas de clorofila. Na porção linear (intensidade luminosa baixa) da curva, um aumento no número de fótons provoca um aumento proporcional na liberação de oxigênio. Assim, a inclinação da curva mede a produtividade quântica para a liberação de oxigênio. A produtividade quântica de um processo em particular pode variar de O (se esse processo não responder à luz) a 1,0 (se todos os fótons absorvidos contribuírem para o processo formando um produto). Uma discussão mais detalhada da produtividade quântica pode ser encontrada no Tópico 7.3 na internet. Em cloroplastos funcionais mantidos sob iluminação fraca, a produtividade quântica da fotoquímica é de cerca de 0,95, a produtividade quântica da fluorescência é de 0,05 ou menos, e as produtividades quânticas para outros processos são insignificantes. Desse modo, o resultado mais comum da excitação da clorofila é a fotoquímica. Produtos da fotossíntese como O, necessitam de mais do que um único evento fotoquímico para serem formados e, dessa forma, possuem uma menor produtividade quântica de formação do que a produtividade quântica fotoquímica. São necessários cerca de 10 fótons para produzir 1 molécula de O,, assim a produtividade quântica da produção de O, é aproximadamente 0,1, embora a produtividade quântica fotoquímica para cada etapa no processo seja próxima de 1,0. A reação química da fotossíntese é impulsionada pela luz É importante considerar que o equilíbrio da reação quiímica mostrada na Equação 7.4 se inclina fortemente na direção dos reagentes. A constante de equilíbrio para a Equação 7.4, calculada a partir dos valores tabulados de energia livre para a formação de cada composto envolvido, é de cerca de 10º. Esse número está tão próximo de zero que se pode ter certeza quase absoluta de que, em toda a história do universo, nunca uma molécula de glicose foi formada espontaneamente da combinação de H,O e CO, sem o provimento de energia externa. A energia

necessária para impulsionar a reação fotossintética vem da luz. Aqui se tem uma forma mais simples da Equação 7.4: Luz, planta CO, + H,O (CH,0) + 0, (7.6) onde (CH,O) é um sexto de uma molécula de glicose. Cerca de 9 ou 10 fótons de luz são necessários para acionar a reação da Equação 7.6. Embora a produtividade quântica fotoquímica sob condições ótimas seja de quase 100%, a eficiência da conversão da luz em energia química é muito menor. Se luz vermelha de comprimento de onda de 680 nm for absorvida, a entrada total de energia (ver Equação 7.2) é de cerca de 1.760 kJ por mole de oxigênio formado. Essa quantidade de energia é mais do que suficiente para impulsionar a reação na Equação 7.6, a qual possui uma energia livre para mudança do estado-padrão de +467 kJ mol". Assim, a eficiência de conversão de energia luminosa, no comprimento de onda ideal, em energia química é de cerca de 27%. A maior parte dessa energia armazenada é utilizada em processos de manutenção celulares; a quantidade direcionada à formação de biomassa é muito menor (ver Capítulo 9). Não há conflito com o fato de a eficiência quântica fotoquímica (produtividade quântica) ser de cerca de 1,0 (100%), a eficiência de conversão de energia ser de apenas 27% e a eficiência total de conversão da energia solar ser de apenas uns poucos pontos percentuais. A eficiência quântica é uma medida da fração dos fótons absorvidos que participam da fotoquímica; a eficiência energética é uma medida de quanto da energia dos fótons absorvidos é estocado como produtos químicos, e a eficiência de estocagem da energia solar é uma medida de quanta energia no espectro solar global é convertida em forma utilizável. Os números indicam que quase todos os fótons absorvidos participam da fotoquímica, mas apenas cerca de um quarto da energia de cada fóton é estocado, o restante é convertido em calor, e apenas aproximadamente metade do espectro solar é absorvida pela planta. A eficiência energética global de conversão em biomassa, incluindo todos os processos de perda e considerando o espectro solar global como fonte de energia, é significativamente menor ainda — cerca de 4,3% para plantas C, e 6% para plantas C,. A luz impulsiona a redução do NADP* e a formação do ATP O processo global da fotossíntese é uma reação química redox, na qual elétrons são removidos de uma espécie química, oxidando-a, e adicionados a outra espécie, reduzindo-a. Em 1937, Robert Hill descobriu que, na luz, tilacoides de cloroplastos isolados reduzem uma diversidade de compostos, como sais de ferro. Esses compostos

servem como oxidantes no lugar do CO,, conforme mostrado na seguinte equação: $4Fet + 2H,0 > 4Fet + 0, + 4H^*$ (7.7) 2 2

Desde então, tem se demonstrado que muitos compostos atuam como receptores artificiais de elétrons no que ficou conhecido como reação de Hill. A utilização de aceptores artificiais de elétrons tem sido valiosa na elucidação das reações que precedem a redução do carbono. A demonstração da liberação do oxigênio ligada à redução de aceptores artificiais de elétrons forneceu as primeiras evidências de que a liberação de oxigênio poderia ocorrer na ausência de dióxido de carbono. Além disso, ela levou à ideia, agora aceita e comprovada, de que o oxigênio na fotossíntese se origina da água, e não do dióxido de carbono. Hoje, sabe-se que, durante o funcionamento normal dos sistemas fotossintéticos, a luz reduz a nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato (NADP", que, por sua vez, serve com agente redutor para a fixação do carbono no ciclo de Calvin-Benson (ver Capítulo 8). O ATP também é formado durante o fluxo de elétrons da água ao NADP", e este também é utilizado na redução do carbono. As reações químicas em que a água é oxidada a oxigênio, o NADP" é reduzido a NADPH e o ATP é formado são conhecidas como as reações dos tilacoides, porque quase todas, até a redução do NADP*, acontecem dentro dos tilacoides. A fixação do carbono e as reações de redução são chamadas de reações do estroma, porque as reações de redução do carbono acontecem na região aquosa do cloroplasto, o estroma. Embora essa divisão seja arbitrária, ela é conceitualmente útil. Os organismos produtores de oxigênio possuem dois fotossistemas que operam em série No final da década de 1950, vários experimentos confundiram os cientistas que estudavam a fotossíntese. Uma dessas pesquisas, conduzida por Emerson, media a produtividade quântica da fotossíntese em função do comprimento de onda e revelou um efeito conhecido como a queda no vermelho (Figura 7.12). Se a produtividade quântica é medida nos comprimentos de onda em que a clorofila absorve luz, os valores encontrados ao longo de quase toda a faixa são bastante constantes, indicando que qualquer fóton absorvido pela clorofila ou outro pigmento é tão efetivo para impulsionar a fotossíntese quanto qualquer outro fóton. Entretanto, a produtividade cai drasticamente na região de absorção da clorofila na faixa do vermelho-distante (acima de 680 nm). Essa queda não pode ser causada por um decréscimo na absorção da clorofila, pois a produtividade quântica mede apenas a luz que foi efetivamente

absorvida. Portanto, a luz com comprimentos de onda superiores a 680 nm é muito menos eficiente que a luz com comprimentos de onda mais curtos. Outro resultado enigmático foi o efeito de melhora (enhancement effect), também descoberto por Emerson. Ele mediu a taxa de fotossíntese separadamente com luz de dois comprimentos de onda e em seguida usou os dois feixes de luz ao mesmo tempo. Quando luz no vermelho e luz no vermelho-distante foram fornecidas juntas, a taxa 179 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Produtividade quântica o SR — Espectro de 0,05 absorção Produtividade quântica da fotossíntese 0 | | I 400 500 600 700 Comprimento de onda (nm) «

180 | Unidadell + Bioquímica e Metabolismo e Redutor — o fraco e =) Ko) U [a x (e) Ko) 2 's [s) oc 2 Luz É v| O, +4H* o Cc [o] o À x Oxidante dE» o forte Fotossistema Il Figura 7.13 Esquema Z da fotossíntese. A luz vermelha absorvida pelo fotossistema Il (PSI) produz um oxidante forte e um redutor fraco. A luz vermelho-distante absorvida pelo fotossistema | (PSI) produz um oxidante fraco e um redutor forte. O oxidante forte gerado pelo PSIl oxida a água, enquanto o redutor forte produzido pelo PSl reduz o NADP*. Esse esquema é básico para a compreensão do transporte de elétrons da fotossíntese. O P680 e o P700 referem-se ao comprimento de onda de máxima absorção das clorofilas do centro de reação no PSll e no PSI, respectivamente. Organização do aparelho fotossintético Na seção anterior, foram explicados alguns dos princípios físicos subjacentes ao processo de fotossíntese, alguns aspectos da funcionalidade de vários pigmentos e algumas das reações químicas realizadas pelos organismos fotossintetizantes. Agora a atenção será voltada para a arquitetura do aparelho fotossintético e para a estrutura de seus componentes, visando compreender como a estrutura molecular do sistema leva às suas características funcionais. O cloroplasto é o local da fotossíntese Nos eucariotos fotossintetizantes, a fotossíntese acontece na organela subcelular conhecida como cloroplasto. A Figura 7.14 mostra uma micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de um corte fino de um cloroplasto de ervilha. O aspecto mais marcante da estrutura do cloroplasto é seu extenso sistema de membranas internas conhecidas como tilacoides. Toda a clorofila está contida nesse sistema de membranas, que é o local das reações luminosas da fotossíntese. As reações de redução do carbono, que são catalisadas por enzimas hidrossolúveis, ocorrem no estroma, a região do cloroplasto fora dos tilacoides. Em sua maioria, os tilacoides parecem estar intimamente associados entre si. Essas membranas empilhadas são conhecidas como lamelas granais (cada pilha individual é chamada de granum), e as membranas expostas onde não há empilhamento são conhecidas como lamelas estromais. Duas membranas separadas, cada uma composta de uma bicamada lipídica e juntas conhecidas como envoltóvermelha a 9 eq Luz E vermelhoeo — fraco Fotossistema | rio, circundam a maioria dos tipos de cloroplastos (Figura 7.15). Esse sistema de membranas duplas contém uma diversidade de sistemas de transporte de

metabólitos. O cloroplasto também contém seus próprios DNA, RNA e ribossomos. Algumas das proteínas do cloroplasto são produtos da transcrição e da tradução dentro do próprio cloroplasto, enquanto a maioria das outras é codificada por DNA nuclear, sintetizada nos ribossomos citoplasmáticos e, após, importada para o interior dos cloroplastos. Essa notável divisão de trabalho, estendendo-se em muitos casos a diferentes subunidades do mesmo complexo enzimático, será discutida em mais detalhe no decorrer deste capítulo. Para algumas estruturas dinâmicas dos cloroplastos, ver Ensaio 7.1 na internet. Lamelas estromais (não empilhadas) Membranas externa e interna Tilacoide Lamelas granais (empilhadas) Estroma Figura 7.14 Micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de um cloroplasto de ervilha (Pisum sativum), fixado em glutaraldeído e OsO,, incluído em resina plástica e cortado (corte fino) com um ultramicrótomo. (14.500x) (Cortesia de J. Swafford.)

Figura 7.15 Representação esquemática da organização geral das membranas no cloroplasto. O cloroplasto das plantas superiores está circundado por uma membrana externa e outra interna (envoltório). A região do cloroplasto que está dentro da membrana interna : : g É : Lamelas e circunda os tilacoides é conhecida como es- granais troma. Ela contém as enzimas que catalisam a (tilacoides fixação do carbono e outras rotas biossintéti- empilhados e sítio cas. As membranas dos tilacoides são altamente dobradas e parecem, em muitas imagens, empilhadas como moedas (granum), embora, na realidade, formem um ou alguns grandes sistemas de membranas interconectadas, com um interior e um exterior bem definidos em relação ao estroma. (De Becker, 1986.) do PSII) Os tilacoides contêm proteínas integrais de membrana Uma grande diversidade de proteínas essenciais à fotossíntese está inserida nas membranas dos tilacoides. Em muitos casos, porções dessas proteínas estendem-se para as regiões aquosas em ambos os lados dos tilacoides. Essas proteínas integrais de membrana contêm uma grande proporção de aminoácidos hidrofóbicos e são, portanto, muito mais estáveis em um meio não aquoso, como a porção de hidrocarbonos da membrana (ver Figura 1.7A). Os centros de reação, os complexos pigmento-proteicos das antenas e muitas das proteínas de transporte de elétrons são proteínas integrais de membrana. Em todos os casos conhecidos, as proteínas integrais de membrana dos cloroplastos possuem uma orientação específica dentro da membrana. As proteínas da membrana dos tilacoides possuem uma região apontada para o lado do estroma da membrana e a outra orientada na direção do espaço interno do tilacoide, conhecido como lume (ver Figura 7.15). As clorofilas e os pigmentos acessórios de captação de luz localizados nas membranas dos tilacoides estão sempre associados a proteínas de maneira não covalente, porém altamente específica, formando, assim, os complexos pigmento-proteicos. As clorofilas do centro de reação e as da antena associam-se a proteínas que estão organizadas dentro das membranas, de modo a otimizar a transferência de energia nos complexos antena e a transferência de elétrons nos centros de reação, ao mesmo tempo minimizando os processos de perda. Os fotossistemas | e Il estão separados espacialmente na membrana do tilacoide O centro de reação do PSIL, junto com sua antena de clorofilas e as proteínas de transporte de elétrons associadas, está

localizado predominantemente nas lamelas granais (Figura 7.164). O centro de reação PSL junto com seus pigmentos da antena e proteínas da cadeia de transporte de elétrons, bem como a enzima ATP-sintase, que catalisa a formação 181 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Lamelas estromais (sítio do PSI) Espaço intermembrana Envoltório externo Estroma Lume do tilacoide Envoltório estromal interno Granum (pilha de tilacoides) do ATP, é encontrado quase exclusivamente nas lamelas estromais e nas margens das lamelas granais. O complexo citocromo b,f da cadeia transportadora de elétrons que conecta os dois fotossistemas é igualmente distribuído entre as lamelas estromais e granais. As estruturas de todos esses complexos são mostradas na Figura 7.16B. Assim, os dois eventos fotoquímicos que têm lugar na fotossíntese oxigênica estão espacialmente separados. Essa separação significa que um ou mais dos carregadores de elétrons que operam entre os fotossistemas se difundem da região granal da membrana para a região do estroma, onde os elétrons são entregues ao PSI. Esses carregadores móveis são a proteína cúprica de coloração azulada plastocianina (PC) e o cofator orgânico redox plastoquinona (PQ). Esses carregadores são discutidos em mais detalhes mais adiante neste capítulo. No PSIL a oxidação de duas moléculas de água produz quatro elétrons, quatro prótons e um único O, (ver a seção “Mecanismos de transporte de elétrons” para detalhes). Os prótons produzidos pela oxidação da água também devem ser capazes de se difundir para a região do estroma, onde o ATP é sintetizado. O papel funcional dessa grande separação (dezenas de nanômetros) entre os fotossistemas Ie II não é claro, porém se acredita que melhore a eficiência da distribuição de energia entre os dois fotossistemas. A separação espacial entre os fotossistemas 1 e Il indica que não é necessária uma estequiometria estrita um-para-um entre os dois fotossistemas. Em vez disso, os centros de reação PSII fornecem equivalentes redutores para um pool intermediário comum de carregadores lipossolúveis de elétrons (plastoquinona). O centro de reação PSI remove os equivalentes redutores desse pool comum em vez de um complexo de centro de reação PSII específico. A maioria das medições das quantidades relativas de fotossistemas 1 e Il mostra que há um excesso de PSII nos cloroplastos. Mais comumente, a razão de PSII para PSI está ao redor de 1,5 (PSII) para 1 (PSI), mas isso pode ser alterado quando as plantas são cultivadas sob diferentes con

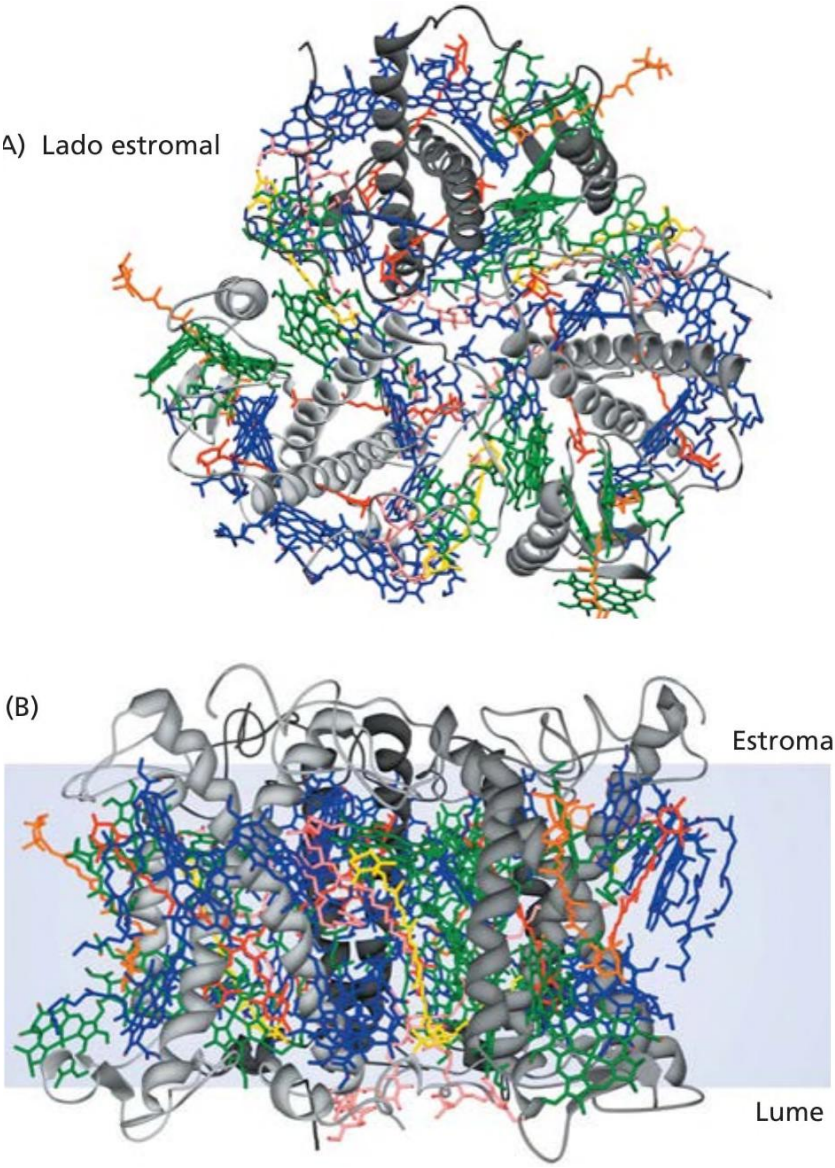
 (A) Estroma Membrana do tilacoide JERRE: ATP-sintase Citocromo bgf dímero Dímero Trímero PSII LHCI LHCII (B) Estroma (n) cíclica de Luz Membrana do tilacoide citocromo b,f Fotossistema II Transferência e A elétrons ,.e*” aa ' Ferredoxina-NADP-redutase F-ATPase Fotossistema | O) Lume do tilacoide (p) Figura 7.16 Organização e estrutura dos quatro principais complexos proteicos da membrana do tilacoide. (A) O PSII está localizado predominantemente na região empilhada das membranas dos tilacoides; o PSI e a ATP-sintase encontram-se na região não empilhada se projetando para o estroma. Os complexos citocromo bet estão distribuídos regularmente nas duas áreas. Essa separação lateral dos dois fotossistemas exige que os elétrons e os prótons produzidos pelo PSIl sejam transportados por uma distância considerável, antes que possam sofrer a ação do PSl e da enzima responsável pela união do ATP. (B) Estruturas dos quatro principais complexos proteicos da membrana dos tilacoides. Também são mostrados os dois carregadores de elétrons móveis — a plastocianina, a qual é localizada no lume do tilacoide, e a plasto-hidroquinona (PQH,), localizada na membrana. O lume possui uma carga elétrica (p) positiva em relação ao estroma (n). (A, de Allen e Forsberg, 2001; B, de Nelson e Ben-Shem, 2004.) dições de luz. Ao contrário da situação nos cloroplastos dos organismos fotossintetizantes eucariotos, as cianobactérias geralmente possuem um excesso de PSI em relação a PSII. As bactérias anoxigênicas fotossintetizantes possuem um único centro de reação Organismos não produtores de oxigênio (anoxigênicos) contêm somente um fotossistema similar ao PSI ou PSII. Tais organismos mais simples foram muito úteis para estudos estruturais e funcionais detalhados que contribuíram para uma melhor compreensão da fotossíntese oxigênica. Na maioria dos casos, esses fotossistemas anoxigênicos realizam transferências cíclicas de elétrons sem uma predominância de redução ou oxidação. Parte da energia

do fóton é conservada como força motriz de prótons (ver p. 153) e é utilizada para fabricar ATP. Os centros de reação das bactérias purpúreas fotossintetizantes foram as primeiras proteínas integrais de membrana a ter a estrutura determinada em alta resolução (ver Figuras 7.5.A e 7.5.B no Tópico 7.5 na internet). A análise detalhada dessas estruturas, junto com a caracterização de inúmeros mutantes, revelou muitos dos princípios envolvidos nos processos de armazenamento de energia realizados pelos centros de reação. A estrutura do centro de reação das bactérias purpúreas é considerada similar, sob muitos aspectos, àquela encontrada no PSII de organismos fotossintetizantes produtores de oxigênio, em especial na porção receptora de elétrons da cadeia. As proteínas que formam o núcleo do centro de reação das bactérias são relativamente similares em sequência às suas contrapartidas no PSII, sugerindo um relacionamento evolutivo. Uma situação similar é encontrada com respeito aos centros de reação das bactérias verdes sulfurosas anoxigênicas e da heliobactéria, em comparação com o PSI. As implicações evolutivas desse padrão serão discutidas mais adiante neste capítulo. Organização dos sistemas antena de absorção de luz Os sistemas antena das diferentes classes de organismos fotossintetizantes são extraordinariamente variados, ao contrário dos centros de reação, que parecem ser similares mesmo entre organismos distantemente relacionados. A diversidade de complexos antena reflete a adaptação evolutiva aos ambientes diferentes nos quais os organismos vivem, bem como a necessidade, para alguns organismos, de equilibrar a entrada de energia aos dois fotossistemas. Nesta seção, aborda-se como os processos de transferência de energia absorvem luz e distribuem energia para o centro de reação. O sistema antena contém clorofila e está associado à membrana Os sistemas antena operam para entregar energia de maneira eficiente aos fotossistemas aos quais estão associados. O tamanho do sistema antena varia consideravelmente em diferentes organismos: de 20 a 30 bacterioclorofilas por centro de reação, em algumas bactérias fotossintetizantes, a 200 a 300 clorofilas por centro de reação, em plantas superiores, a alguns milhares de pigmentos por centro de reação, em alguns tipos de algas e bactérias. As estruturas moleculares dos pigmentos da antena também são bastante variáveis, embora todas sejam associadas de alguma maneira às membranas fotossintéticas. Em

quase todos os casos, os pigmentos da antena estão associados a proteínas, formando complexos pigmento-proteicos. Acredita-se que o mecanismo físico pelo qual a energia de excitação é conduzida da clorofila que absorve a luz ao centro de reação seja a transferência de energia por ressonância de fluorescência (FRET, fluorescence resonan183 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas ce energy transfer). Por esse mecanismo, a energia de excitação é transferida de uma molécula para outra por um processo não radiativo. Uma analogia adequada para a transferência por ressonância é a transferência de energia entre dois diapasões. Ao se bater um diapasão e colocá-lo apropriadamente próximo de outro, o segundo recebe parte da energia do primeiro e começa a vibrar. A eficiência da transferência de energia entre os dois diapasões depende da distância entre eles e de sua orientação relativa, bem como de suas frequências de vibração, ou oscilação. Parâmetros similares afetam a eficiência da transferência de energia nos complexos antena com a energia substituída por oscilação. A transferência de energia nos complexos antena costuma ser muito eficiente: cerca de 95 a 99% dos fótons absorvidos pelos pigmentos da antena têm sua energia transferida para o centro de reação, onde ela pode ser utilizada pela fotoquímica. Há uma importante diferença entre a transferência de energia entre os pigmentos da antena e a transferência de elétrons que ocorre no centro de reação: enquanto a transferência de energia é um fenômeno puramente físico, a transferência de elétrons envolve reações químicas (redox). A antena canaliza energia para o centro de reação A sequência de pigmentos dentro da antena que canaliza a energia absorvida em direção ao centro de reação possui máximos de absorção, que são progressivamente desviados em direção a comprimentos de onda mais longos no vermelho (Figura 7.17). Tal alteração em direção ao vermelho no comprimento de onda de máxima absorção significa que a energia do estado excitado é menor próximo ao centro de reação do que na periferia do sistema antena. Como consequência desse arranjo, quando a excitação é transferida, por exemplo, de uma molécula de clorofila b com uma absorção máxima a 650 nm para uma molécula de clorofila a com uma absorção máxima a 670 nm, a diferença em energia entre as duas clorofilas excitadas é perdida para o ambiente sob forma de calor. Para que a energia de excitação seja transferida de volta à clorofila b, a energia perdida como calor teria de ser reposta. A probabilidade de transferência reversa é, portanto,

menor, simplesmente porque a energia térmica não é suficiente para superar o déficit entre pigmentos de baixa e alta energia. Esse efeito dá ao processo de apreensão de energia um grau de direcionalidade, ou irreversibilidade, e torna a entrega da excitação ao centro de reação mais eficiente. Em essência, o sistema sacrifica parte da energia de cada quantum, de modo que quase todos os quanta possam ser apreendidos pelo centro de reação. Muitos complexos pigmento-proteicos antena possuem um motivo estrutural comum Em todos os organismos eucarióticos fotossintetizantes que contêm as clorofilas a e b, as proteínas antena mais abundantes são membros de uma grande família de proteínas estruturalmente relacionadas. Algumas dessas

 (A) Alto (B) = Carotenoides Es Complexos 5) antena [= VU Uv Ko) (o) pl e e O (o) g PT (6) — Centro de reação Baixo Figura 7.17 Canalização da excitação do sistema antena em direção ao centro de reação. (A) A energia do estado excitado dos pigmentos aumenta com a distância do centro de reação, isto é, os pigmentos mais próximos ao centro de reação possuem mais baixa energia que os pigmentos mais distantes. Esse gradiente de energia faz a transferência de excitação em direção ao centro de reação ser energeticamente favorável e a transferência de excitação de volta (A) Lado estromal Absorção de fótons Carotenoides* Energia perdida sob forma de calor durante a transferência de excitação [oiro) [orefiaar] (a) Energia do estado excitado do centro de reação disponível para estocagem Estado-base de energia para as porções periféricas da antena ser energeticamente desfavorável. (B) Por esse processo, parte da energia é perdida sob forma de calor para o ambiente, mas, sob condições ótimas, a quase totalidade das excitações absorvidas pelos complexos antena pode ser transferida para o centro de reação. Os asteriscos indicam estados excitados. (C) Lado lumenal Figura 7.18 Estrutura do complexo antena LHCII trimérico das plantas superiores. O complexo antena é um pigmento proteico transmembrana: cada monômero contém três regiões helicoidais que atravessam a porção apolar da membrana. O complexo trimérico é mostrado (A) pelo lado estromal, (B) por dentro da membrana e (C) pelo lado lumenal. Cinza, polipeptídeo; azul-escuro, Chl a; verde, Chl b; laranja-escuro, luteína; laranja-claro, neoxantina; amarelo, violaxantina; rosa, lipídeos. (De Barros e Kúhlbrandt, 2009.)


A) Lado estromal
(B)
Estroma
Lume

proteínas estão associadas primeiro ao PSII e são chamadas de proteínas do complexo de captura de luz II (LHCII, light-harvesting complex IN); outras estão associadas ao PSI e são denominadas proteínas do LHCI. Esses complexos antena também são conhecidos como proteínas antenas clorofilas a/b. A estrutura de uma das proteínas do LHCII já foi determinada (Figura 7.18). Essa proteína contém três regiões de a.-hélice e liga-se a 14 moléculas de clorofila a e b, bem como a quatro carotenoides. A estrutura das proteínas do LHCI em geral é similar à das proteínas do LHCII. Todas essas proteínas têm uma similaridade de sequência significativa e quase todos certamente descendem de uma proteína ancestral comum. A luz absorvida por carotenoides ou clorofila b nas proteínas do LHC é rapidamente transferida para a clorofila a e, após, para outros pigmentos antena intimamente associados ao centro de reação. O complexo LHCII também está envolvido em processos reguladores, que são discutidos mais adiante neste capítulo. -2,0 -,5 -1,0 É -0,5 o) Pheo Ra e = citocromo E PQa (3) É E Y Heme €n4 uy 0E PQ; a Citb POR + (1) Nresa Cit b 0,5 2H,0 Complexo 10 produtor E 1,5 SS cit fd PC o CRI) 185 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Mecanismos de transporte de elétrons Parte das evidências que levaram à ideia de duas reações fotoquímicas operando em série já foi discutida neste capítulo. Nesta seção, são consideradas em detalhe as reações químicas envolvidas na transferência de elétrons durante a fotossíntese. São discutidas a excitação da clorofila pela luz e a redução do primeiro aceptor de elétrons, o fluxo de elétrons através dos fotossistemas II e I, a oxidação da água como fonte primária de elétrons e a redução do aceptor final de elétrons (NADP?. O mecanismo quimiosmótico que medeia a síntese de ATP é tratado em detalhes mais adiante neste capítulo (ver a seção “O transporte de prótons e a síntese de ATP no cloroplasto”). Elétrons oriundos da clorofila viajam através de carregadores organizados no esquema Z A Figura 7.19 mostra a versão atual do esquema Z, no qual todos os carregadores que atuam no fluxo de elétrons desde a água até o NADP” estão organizados verticalmente no ponto médio de seus potenciais redox (ver Tópico 7.6 na interFotossistema Il Figura 7.19 Detalhamento do esquema Z para organismos fotossintetizantes produtores de O,. Os carregadores redox estão posicionados no ponto médio de seu potencial redox (em pH 7). (1) As setas verticais representam a

absorção de fótons pelas clorofilas do centro de reação: P680 para o fotossistema II (PSII) e P700 para o fotossistema | (PSI). A clorofila do centro de reação PSII excitada, P680%, transfere um elétron para a feofitina (Pheo). (2) No lado oxidante do PSII (à esquerda da seta que une o P680 ao P680%), o P680 oxidado pela luz é reduzido novamente pelo Y,, o qual recebeu elétrons via oxidação da água. (3) No lado redutor do PSII (à direita da seta que une o P680 ao P680*), a feofitina transfere Fotossistema | elétrons para os aceptores PQ, e PQ,, que são plastoquinonas. (4) O complexo citocromo b,f transfere elétrons para a plastocianina (PC), uma proteína solúvel, que, por sua vez, reduz o P700* (P700 oxidado). (5) Acredita-se que o aceptor de elétrons do P700* (A,) seja uma clorofila, e o aceptor seguinte (A), uma quinona. Uma série de proteínas ferro-sulfurosas ligadas à membrana (FeSy, FeS, e FeS) transfere elétrons para uma ferredoxina solúvel (Fd). (6) A flavoproteína solúvel ferredoxina-NADP*-redutase (FNR) reduz o NADP* a NADPH, o qual é utilizado no ciclo de Calvin-Benson para reduzir o CO, (ver Capítulo 8). A linha tracejada indica o fluxo cíclico de elétrons ao redor do PSI. (De Blankenship e Prince, 1985.)

 ESTROMA (H* baixo))| fida e e ee? Rara Plastoquinona H,0 da água LUME (H* alto) Figura 7.20 A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacoide é realizada vetorialmente por quatro complexos proteicos (ver Figura 7.16B para as estruturas). A água é oxidada e os prótons são liberados no lume pelo PSII. O PSI reduz o NADP* a NADPH no estroma, pela ação da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP*-redutase (FNR). Os prótons também são transportados para o lume pelo complexo citocromo bef e contribuem para o gradiente eletroquímico de prótons. net, para mais detalhes). Os componentes que sabidamente reagem entre si estão conectados por setas, de modo que o esquema Z é, na verdade, uma síntese tanto da informação cinética quanto da termodinâmica. As grandes setas verticais representam a entrada de energia luminosa no sistema. Os fótons excitam as clorofilas especializadas dos centros de reação (P680 para o PSII P700 para o PSI), e um elétron é ejetado. O elétron passa, então, por uma série de carregadores e, por fim, reduz o P700 (para os elétrons vindos do PSII) ou o NADP* (para os elétrons vindos do PSI. Muito da discussão que segue descreve as jornadas desses elétrons e a natureza de seus carregadores. Quase todos os processos químicos que formam as reações da luz são realizados por quatro principais complexos proteicos: o PSIL o complexo citocromo b,f, o PSle a ATP-sintase. Esses quatro complexos integrais de membrana estão vetorialmente orientados na membrana do tilacoide para funcionar da seguinte forma (Figura 7.20; ver também Figura 7.16): * O PSll oxida a água a O, no lume do tilacoide e, nesse processo, libera prótons no lume. O produto reduzido do PSII é a plasto-hidroquinona (POH,). * O citocromo b,f oxida moléculas de PQH, que foram reduzidas pelo PSII e entrega elétrons ao PSI por intermédio da proteína cúprica solúvel plastocianina. patas O, + (6) Oxidação a Alto Gradiente de potencial eletroquímico Esses prótons necessitam, então, difundir-se até a enzima ATP-sintase, onde sua difusão, por meio do gradiente de potencial eletroquímico, será utilizada para sintetizar ATP no estroma. A plastoquinona reduzida (PQH,) e a plastocianina transferem elétrons para o citocromo b,fe para o PSI, respectivamente. As linhas tracejadas representam a transferência de elétrons; as linhas contínuas representam o movimento de prótons. A oxidação da PQH, está

acoplada à transferência de prótons do estroma para o lume, gerando uma força motriz de prótons. * O PSI reduz o NADP* a NADPH no estroma, pela ação da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP'-redutase (FNR). e A ATP-sintase produz ATP à medida que prótons se difundem através do seu canal central do lume de volta ao estroma. A energia é capturada quando uma clorofila excitada reduz uma molécula aceptora de elétrons Conforme já discutido, a função da luz é excitar uma clorofila especializada no centro de reação, por absorção direta ou, mais frequentemente, via transferência de energia de um pigmento antena. Esse processo de excitação pode ser visualizado como a promoção de um elétron do orbital completo de mais elevado nível de energia da clorofila ao orbital incompleto de menor energia (Figura 7.21). O elétron no orbital superior está apenas fracamente ligado à clorofila e é facilmente perdido se uma molécula capaz de aceitá-lo está por perto. A primeira reação que converte a energia do elétron em energia química — isto é, o primeiro evento fotoquí

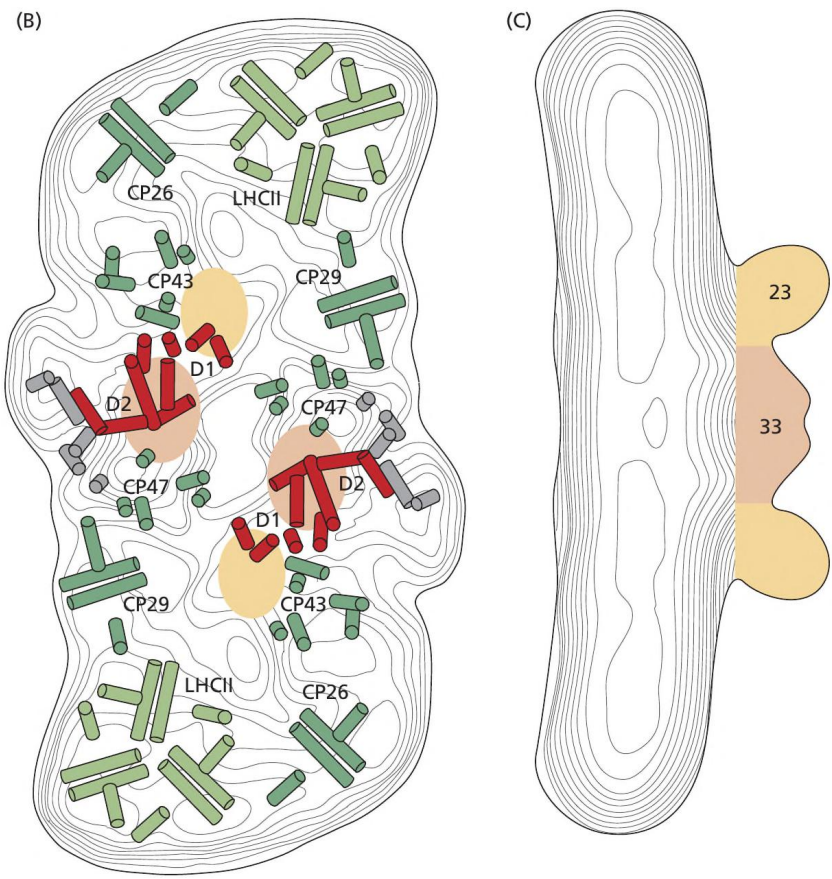
Propriedades redox do estado-base e do estado excitado da clorofila do centro de reação Agente Agente oxidante | — | Orbital Orbital redutor fraco aceptor doador bom Luz Agente Orbital Orbital Agente redutor E doador aceptor oxidante fraco bom Clorofila em Clorofila em estado-base estado excitado Figura 7.21 Diagrama de ocupação orbital para o estado-base e o estado excitado da clorofila do centro de reação. No estado-base, a molécula é um agente redutor fraco (perde elétrons de um orbital de baixa energia) e um agente oxidante fraco (aceita elétrons somente em orbitais de alta energia). No estado excitado, a situação é marcadamente diferente, e um elétron pode ser perdido do orbital de alta energia, tornando a molécula um agente redutor extremamente poderoso. Essa é a razão para o potencial redox extremamente negativo do estado excitado, mostrado pelo P680* e pelo P700* na Figura 7.19. O estado excitado também pode agir como um oxidante forte, aceitando um elétron em um orbital de baixa energia, embora essa rota não seja significativa para os centros de reação. (De Blankenship e Prince, 1985.) mico — é a transferência de um elétron do estado excitado de uma clorofila no centro de reação para uma molécula aceptora. Uma maneira equivalente de visualizar o processo é que o fóton absorvido provoca um rearranjo de elétrons na clorofila do centro de reação, seguido por um processo de transferência de elétrons em que parte da energia do fóton é capturada na forma de energia redox. Imediatamente após o evento fotoquímico, a clorofila do centro de reação está em um estado oxidado (deficiente em elétrons ou positivamente carregada), e a molécula aceptora de elétrons mais próxima é reduzida (rica em elétrons ou negativamente carregada). O sistema está agora em uma junção crítica. O orbital de baixa energia da clorofila do centro de reação oxidado positivamente carregada, mostrado na Figura 7.21, tem uma vaga e pode aceitar um elétron. Se a molécula aceptora doa seu elétron de volta para a clorofila do centro de reação, o sistema retornará ao estado existente antes da excitação pela luz, e toda a energia absorvida será convertida em calor. Entretanto, esse processo dispendioso de recombinação não parece ocorrer de maneira substancial em centros de reação funcionais. Em vez disso, o aceptor transfere seu elétron extra para um aceptor secundário e assim por diante dentro da cadeia transportadora de elétrons. O centro de reação oxidado da

clorofila que havia doado um elétron é reduzido novamente por um doador secundário, o qual, por sua vez, é reduzido por um doador terciário. Nas plantas, o principal doador de elétrons é a H,O, e o principal aceptor é o NADP" (ver Figura 7.19). 187 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas A essência do armazenamento de energia fotossintética é, portanto, a transferência inicial de um elétron de uma clorofila excitada para uma molécula aceptora, seguida por uma série muito rápida de reações químicas secundárias que separam as cargas positivas e negativas. Essas reações secundárias separam as cargas para lados opostos da membrana dos tilacoides em cerca de 200 picossegundos (1 picossegundo = 1029). Com as cargas assim separadas, a reação reversa é muitas ordens de grandeza mais lenta e a energia foi capturada. Cada transferência secundária de elétrons é acompanhada pela perda de parte da energia, tornando, assim, o processo efetivamente irreversível. A produtividade quântica medida para a produção de produtos estáveis em centros de reação purificados de bactérias fotossintetizantes foi de 1,0; isso significa que cada fóton produz produtos estáveis e que não ocorrem reações reversas. As exigências quânticas para a liberação de O, pelas plantas superiores, medidas sob condições ideais (baixa intensidade de luz), indicam que os valores para os eventos fotoquímicos primários também são muito próximos de 1,0. A estrutura do centro de reação parece ser extremamente bem sintonizada para taxas máximas de reações produtivas e taxas mínimas de reações desperdiçadoras de energia. As clorofilas dos centros de reação dos dois fotossistemas absorvem em comprimentos de onda diferentes Conforme já foi discutido neste capítulo, PSI e PSII possuem características de absorção distintas. As medições precisas das máximas de absorção foram possíveis por meio das alterações ópticas nas clorofilas dos centros de reação nos estados reduzidos e oxidados. A clorofila do centro de reação está transitoriamente em um estado oxidado após a perda de um elétron e antes de ser reduzida novamente por seu doador de elétrons. No estado oxidado, as clorofilas perdem sua característica de forte absorbância de luz na região do vermelho do espectro; elas sofrem descoloração (bleached). Portanto, é possível acompanhar o estado redox dessas clorofilas por medições ópticas de absorbância em tempo real em que essa descoloração é monitorada diretamente (ver Tópico 7.1 na internet). Utilizando-se essas técnicas, foi descoberto que o centro

de reação do PSI, em seu estado reduzido, tem a máxima absorção no comprimento de onda de 700 nm. Por isso, essa clorofila é chamada de P700 (o P significa pigmento). O transiente óptico análogo do PSII está em 680 nm, de modo que a clorofila de seu centro de reação é conhecida como P680. A bacterioclorofila do centro de reação da bactéria purpúrea fotossintetizante foi similarmente identificada como P870. A estrutura em raio X do centro de reação bacteriano (ver Figuras 7.5.4 e 7.5.B no Tópico 7.5 na internet) indica claramente que o P870 é um par ou dímero de bacterioclorofilas intimamente ligadas em vez de uma única

 Figura 7.22 Estrutura do supercomplexo proteico dimérico com múltiplas subunidades do PSI das plantas superiores, determinada por microscopia eletrônica. A figura mostra dois centros de reação completos, sendo cada um deles um complexo dimérico. (A) Arranjo helicoidal das subunidades-núcleo D1 e D2 (vermelho) e CP43 e CP47 (verde). (B) Visão do lado lumenal do supercomplexo, incluindo complexos antena adicionais, LHCII, CP26 e CP29, e de um complexo extrínseco de liberação do oxigênio, representados como círculos laranja e amarelo. Outras hélices são mostradas em cinza. (C) Visão lateral do complexo ilustrando o arranjo das proteínas extrínsecas do complexo de liberação de oxigênio. (De Barber et al., 1999.) molécula. O doador primário do PSI, P700, também é um dímero de moléculas de clorofila a. O PSII também contém um dímero de clorofilas, embora o primeiro evento do transporte de elétrons possa não ser originário desses pigmentos. No estado oxidado, as clorofilas do centro de reação contêm um elétron não pareado. Moléculas com elétrons não pareados em geral podem ser detectadas por ressonância magnética, uma técnica conhecida como ressonância de spin eletrônico (ESR, electron spin resonance). Estudos de ESR, junto com as medições espectroscópicas já descritas, levaram à descoberta de muitos dos carregadores intermediários de elétrons no sistema fotossintético de transporte de elétrons. O centro de reação do fotossistema II é um complexo pigmento proteico com múltiplas subunidades O PSII está contido em um supercomplexo proteico com múltiplas subunidades (Figura 7.22). Nas plantas superiores, esse supercomplexo proteico com múltiplas subunidades possui dois centros de reação completos e alguns complexos antena. O núcleo do centro de reação consiste em duas proteínas de membrana conhecidas como D1 e D2, bem como outras proteínas, como mostrado na Figura 7.23 eno Tópico 7.7 na internet. Clorofilas doadoras primárias, clorofilas adicionais, carotenoides, feofitinas e plastoquinonas (dois aceptores de elétrons descritos a seguir) são ligados às proteínas de membranas D1 e D2. Essas proteínas possuem alguma similaridade de sequência com os peptídeos L e M de bactérias purpúreas. Outras proteínas servem como complexos antena ou estão envolvidas na liberação do oxigênio. Alguns, como o citocromo bs. não têm função conhecida, mas podem estar envolvidos em um ciclo de proteção ao redor do

PSII. A água é oxidada a oxigênio pelo fotossistema Il A água é oxidada de acordo com a seguinte reação química: 2H,050, +4H'+4e” (7.8) Essa equação indica que quatro elétrons são removidos de duas moléculas de água, gerando uma molécula de oxigênio e quatro íons hidrogênio. (Para mais reações de oxidação-redução, ver Apêndice 1 na internet e Tópico 7.6 na internet.) A água é uma molécula muito estável. A oxidação da água para formar oxigênio molecular é muito difícil: o complexo fotossintético de liberação de oxigênio é o único sistema bioquímico conhecido que realiza essa reação, e é a fonte de quase todo o oxigênio da atmosfera terrestre. Muitos estudos já forneceram uma quantidade substancial de informação sobre o processo (ver Tópico 7.7 na internet). Os prótons produzidos pela oxidação da água são liberados dentro do lume do tilacoide, não diretamente



(A) ESTROMA Fe não heme (B) E E Ud Y a re PQ, Fe não he Es. PsbJ (PsbN) W4 4 U «Ala 3441] “N jCa Glu 189 , tis 01 (o) Glu 170 Arg 357 io w16*s Glu 342 F à: 4 1 (4 1 His 332 Glu 61 Glu 354 189 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Figura 7.23 Estrutura do centro de reação do PSIl da cianobactéria Thermosynechococcus elongatus, em uma resolução de 3,5 À. A estrutura inclui as proteínas-núcleo do centro de reação D, (amarelo) e D; (laranja), as proteínas antena CP43 (verde) e CP47 (vermelho), os citocromos bssg € Csso, à proteína extrínseca de 33 kDa liberadora de oxigênio PsbO (azul-escuro), além dos pigmentos e de outros cofatores. (A) Visão lateral paralela ao plano da membrana. (B) Visão da superfície lumenal perpendicular ao plano da membrana. (C) Detalhe do complexo de decomposição da água contendo Mn. (A, B de Ferreira et al., 2004; C de Umena et al., 2011.) no compartimento estromal (ver Figura 7.20). Eles são liberados dentro do lume devido à natureza vetorial da membrana e porque o complexo produtor de oxigênio está localizado próximo da superfície interna da membrana do tilacoide. Esses prótons são, por fim, transferidos do lume para o estroma por translocação pela ATP-sintase. Dessa maneira, os prótons liberados durante a oxidação da água contribuem para o potencial eletroquímico que impulsiona a formação do ATP. Sabe-se já há muitos anos que o manganês (Mn) é um cofator essencial no processo de oxidação da água (ver Capítulo 5), e uma hipótese clássica na pesquisa sobre fotossíntese postula que íons Mn sofrem uma série de oxidações — conhecidas como estados S e rotuladas Sy Sp 95, 83 € Sy (ver Tópico 7.7 na internet) — que são, possivelmente, ligadas à oxidação da H,O e à geração de O,. Essa hipótese tem recebido forte apoio de uma grande diversidade de experimentos, notadamente de estudos de absorção de raios X e ESR, ambos detectando diretamente os íons Mn. Experimentos analíticos indicam que quatro átomos de Mn estão associados a cada complexo de liberação de oxigênio. Outros experimentos mostram que íons CI e Ca? são essenciais para a liberação de O? (ver Tópico 7.7 na internet). O mecanismo químico detalhado de oxidação da água a O, ainda não é bem conhecido; entretanto, com as informações estruturais hoje disponíveis, progressos rápidos estão sendo feitos nessa área. Um carregador de elétrons, geralmente identificado como Y,, funciona entre o complexo de liberação de oxigênio e o P680 (ver Figura 7.19). Para

funcionar nessa região, Y, necessita de uma forte tendência para reter seus elétrons. Essa espécie foi identificada como um radical formado de um resíduo de tirosina na proteína D1 do centro de reação do PSII. Feofitina e duas quinonas recebem elétrons do fotossistema Il Estudos espectrais e de ESR revelaram o arranjo estrutural dos carregadores no complexo aceptor de elétrons. A feofitina, uma clorofila onde o íon magnésio central foi substituído por dois íons hidrogênio, atua como um aceptor inicial no PSII. Essa alteração estrutural confere à feo

190 Unidadell « Bioquímica e Metabolismo (A) o = Figura 7.24 Estrutura e reações da plastoquinona que opera no PSII. o | E (A) A plastoquinona consiste em uma cabeça quinoide e uma longa cau3 (dl, = (6=(dil Adib! da apolar que a ancora na membrana. (B) Reações redox da plastoquinona. Estão representadas as formas da quinona totalmente oxidada (PQ), Ha€ plastossemiquinona aniônica (PQ*) e plasto-hidroquinona reduzida (PQH)); jo) R representa a cadeia lateral. Plastoquinona (B) = = (6) Hy€ R HC jo) ER =) Plastossemiquinona (PQ) Plastoquinona (PQ) fitina propriedades químicas e espectrais ligeiramente diferentes das características das clorofilas baseadas em Mg. A feofitina passa elétrons para um complexo formado por duas plastoquinonas intimamente relacionadas a um íon ferro. Os processos assemelham-se muito àqueles encontrados no centro de reação de bactérias purpúreas (para mais detalhes, ver Figura 7.5.B no Tópico 7.5 na internet). As duas plastoquinonas, PQ, e PQ,, estão ligadas ao centro de reação e recebem elétrons da feofitina de maneira sequencial. A transferência dos dois elétrons para PQ, ESTROMA PA Heme c, Membrana do tilacoide f DM ' eme PQH,; eem LUME A on Rciuster e- * [2Fe-28] Heme ZA É Figura 7.25 Estrutura do complexo citocromo b,f de cianobactérias. O diagrama à direita mostra o arranjo das proteínas e dos cofatores no complexo. A proteína citocromo bg, é representada em azul, o citocromo f, em vermelho, a proteína Rieske ferro-sulfurosa, em amarelo, e outras subunidades menores são mostradas Plasto-hidroquinona (PQH,) reduz esta a PQ;", e a PQ," reduzida toma dois prótons do meio no lado do estroma, produzindo uma plasto-hidroquinona (PQH,) completamente reduzida (Figura 7.24). A PQH,, então, dissocia-se do complexo do centro de reação e entra na porção hidrocarbonada da membrana, onde, por sua vez, transfere seus elétrons para o complexo citocromo b,f. Diferentemente dos grandes complexos proteicos da membrana do tilacoide, a PQH, é uma molécula pequena, apolar, que se difunde com facilidade no núcleo apolar da bicamada da membrana. em verde e roxo. No lado esquerdo, as proteínas foram omitidas para mostrar com maior clareza as posições dos cofatores. Cluster [2 Fe-2S], porção da proteína Rieske ferro-sulfurosa; PC, plastocianina; PQ, plastoquinona; PQH,, plasto-hidroquinona. (De Kurisu et al., 2003.)

O fluxo de elétrons através do complexo citocromo b,f também transporta prótons O complexo citocromo b, f é uma grande proteína dotada de múltiplas subunidades com muitos grupos prostéticos (Figura 7.25). Ele contém dois hemes do tipo b e um do tipo c (citocromo f). Nos citocromos do tipo c, o heme está covalentemente ligado ao peptídeo; nos citocromos do tipo b, o grupo proto-heme quimicamente similar não está covalentemente ligado (ver Tópico 7.8 na internet). O complexo ainda contém uma proteína Rieske ferro-sulfurosa (assim denominada em homenagem ao cientista que a descobriu), na qual dois átomos de ferro estão ligados em uma ponte por dois íons sulfeto. Os papéis de todos esses cofatores são razoavelmente bem compreendidos, como descrito a seguir. Entretanto, o complexo citocromo b,f também contém cofatores adicionais, incluindo um grupo heme (chamado heme c,), uma clorofila e um carotenoide adicionais cujas funções ainda não estão estabelecidas. As estruturas do complexo citocromo b,fe do complexo citocromo bc, a ele relacionado na cadeia de transporte mitocondrial de elétrons (ver Capítulo 12) sugere um mecanismo para fluxo de elétrons e prótons. A maneira precisa pela qual os elétrons e os prótons fluem pelo complexo citocromo b,f ainda não está elucidada por completo, mas um me191 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas canismo conhecido como ciclo Q é responsável pela maioria dos eventos observados. Nesse mecanismo, a PQH, (também chamada de plastoquinol) é oxidada e um dos dois elétrons é passado ao longo da cadeia linear de transporte de elétrons em direção ao PSI, enquanto o outro elétron passa por um processo cíclico que aumenta o número de prótons bombeados através da membrana (Figura 7.26). Na cadeia linear de transporte de elétrons, a proteína Rieske (FeS,) oxidada aceita um elétron da PQH, e o transfere para o citocromo f (ver Figura 7.264). O citocromo f então, transfere um elétron para a proteína cúprica de cor azulada plastocianina (PC), que, por sua vez, reduz o P700 oxidado do PSI. Na porção cíclica do processo (ver Figura 7.26B), a plastossemiquinona (ver Figura 7.24) transfere seu outro elétron para um dos hemes do tipo b, liberando seus dois prótons para o lado lumenal da membrana. O primeiro heme do tipo b transfere seu elétron através do segundo heme do tipo b para uma molécula de plastoquinona oxidada, reduzindo-a à forma de semiquinona próximo à superfície estromal do complexo. Outra sequência similar

do fluxo de elétrons reduz completamente a plastoquinona, que capta prótons do lado estromal da membrana e é liberada do complexo b,f como plasto-hidroquinona. (A) Primeira QH; oxidada ESTROMA Membrana do tilacoide Figura 7.26 Mecanismo de transferência de elétrons e prótons no complexo citocromo b,f. Esse complexo contém dois citocromos do tipo b (Cit b), um citocromo do tipo c (Cit c, historicamente chamado de citocromo f), uma proteína Rieske Fe-S (FeS,) e dois sítios de oxidação-redução de quinonas. (A) Processo acíclico ou linear: uma molécula de plasto-hidroquinona (PQH,) produzida pela ação do PSII (ver Figura 7.24) é oxidada próximo do lado lumenal do complexo, transferindo seus dois elétrons para a proteína Rieske Fe-S e um dos citocromos do tipo b e, simultaneamente, expelindo dois prótons para o LUME Complexo citocromo bgf fe) ota > Ctb O $º $ 2Ht Plastocianina (B) Segunda QH; oxidada ESTROMA i lume. O elétron transferido para a FeS, é passado para o Rom ploro cio mo Ori citocromo f (Cit f) e daí para a plastocianina (PC), a qual >H+ irá reduzir o P700 do PSI. O citocromo do tipo b reduzi- Membrana do transfere um elétron ao outro citocromo do tipo b, o qual irá reduzir uma plastoquinona (PQ) ao estado de plastossemiquinona (PQº) (ver Figura 7.24). (B) Processo cíclico: uma segunda PQH, é oxidada com um elétron indo da FeS, para a PC e finalmente para o P700. O segundo elétron viaja através dos dois citocromos do tipo b e reduz a plastossemiquinona a plasto-hidroquinona, captando, ao mesmo tempo, dois prótons do estroma. Globalmente, quatro prótons são transportados pela membrana para cada dois elétrons enviados ao P700. ame do tilacoide 2 Infe Plastocianina

 O resultado global de duas reciclagens (turnovers) do complexo é que dois elétrons são transferidos ao P700, duas plasto-hidroquinonas são oxidadas à forma de plastoquinona, e uma plastoquinona oxidada é reduzida à forma de plasto-hidroquinona. No processo de oxidação das plastoquinonas, quatro prótons são transferidos do lado estromal para o lado lumenal da membrana. Por esse mecanismo, o fluxo de elétrons, que conecta o lado aceptor do centro de reação do PSII ao lado doador do centro de reação do PSI, também gera um potencial eletroquímico através da membrana, devido, em parte, a diferenças de concentração de H* nos dois lados dessa membrana. Esse potencial eletroquímico é utilizado para fornecer energia à síntese de ATP. O fluxo cíclico de elétrons pelo citocromo b e plastoquinona aumenta o número de prótons bombeados por elétron para além do que poderia ser obtido em uma sequência estritamente linear. A plastoquinona e a plastocianina transportam elétrons entre os fotossistemas Ile | A localização dos dois fotossistemas em diferentes locais nas membranas do tilacoide (ver Figura 7.16) exige que pelo menos um componente seja capaz de se movimentar ao longo ou no interior da membrana, a fim de entregar os elétrons produzidos pelo PSII ao PSI. O complexo citocromo b,f está distribuído igualmente entre as regiões granal e estromal das membranas, porém seu tamanho grande torna-o pouco provável como carregador móvel. Em vez disso, considera-se que a plastoquinona ou a plastocianina, ou possivelmente ambas, sirvam como carregadores móveis para conectar os dois fotossistemas. A plastocianina (PC) é uma proteína cúprica, pequena (10,5 kDa), hidrossolúvel, que transfere elétrons entre o complexo citocromo bife o P700. Essa proteína é encontrada no espaço lumenal (ver Figura 7.26). Em certas algas verdes e cianobactérias, um citocromo do tipo c é encontrado, às vezes, em vez da PC; a síntese de uma dessas duas proteínas depende da quantidade de cobre disponível ao organismo. O centro de reação do fotossistema | reduz o NADP* O complexo do centro de reação PSI é um grande complexo proteico com múltiplas subunidades (Figura 7.27). Diferentemente do PSII, onde as clorofilas da antena estão associadas ao centro de reação, mas presentes em pigmentos proteicos separados, uma antena-núcleo consistindo em cerca de 100 clorofilas é parte integral do centro de reação PSI. A antena-núcleo e o P700 estão

ligados a duas proteínas, PsaA e PsaB, com massas moleculares na faixa de 66 a 70 kDa (ver Tópico 7.8 na internet). O complexo do centro de reação PSI de ervilhas contém quatro complexos LHCI, além de uma estrutura do núcleo similar àquela encontrada em cianobactérias (ver Figura 7.27). O número total de moléculas de clorofila nesse complexo é de aproximadamente 200. (A) ESTROMA Ka Proteína , principal Proteína PsaA principal PsaB L Filoquinona Proteína secundária PsaN (B) Molécula complexo de clorofila LHCI Figura 7.27 Estrutura do PSI. (A) Modelo estrutural do centro de reação do PSI das plantas superiores. Os componentes do centro de reação do PSI estão organizados ao redor de duas proteínas-núcleo principais, PsaA e PsaB. Proteínas secundárias PsaC a PsaN estão identificadas como C a N. Os elétrons são transferidos da plastocianina (PC) para o P700 (ver Figuras 7.19 e 7.20) e daí para uma molécula de clorofila (A), para uma filoquinona (A), para os centros Fe-s, FeS,, FeS, e FeS,, e, finalmente, para a proteína ferro-sulfurosa solúvel ferredoxina (Fd). (B) Estrutura do complexo do centro de reação do PSI de ervilha em uma resolução de 4,4 À, incluindo os complexos antena LHCI. Esta é a visão do lado estromal da membrana. (A de Buchanan et al., 2000; B de Nelson e Ben-Shem, 2004.)

Os pigmentos da antena-núcleo formam um bojo ao redor dos cofatores de transferência de elétrons, que se encontram no centro do complexo. Na sua forma reduzida, todos os transportadores de elétrons que atuam na região aceptora do PSI são agentes redutores extremamente fortes. Essas espécies reduzidas são muito instáveis e, por isso, de difícil identificação. As evidências indicam que um desses aceptores primários é uma molécula de clorofila, e outro é uma espécie de quinona, filoquinona, também conhecida como vitamina K,. Aceptores adicionais de elétrons incluem uma série de três proteínas ferro-sulfurosas associadas à membrana, também conhecidas como centros Fe-S: FeSy, FeS, e FeS, (ver Figura 7.27). O centro Fe-S X é parte da proteína ligante P700; os centros A e B residem em uma proteína de 8 kDa que faz parte do complexo do centro de reação PSI. Elétrons são transferidos através dos centros A e B para a ferredoxina (Fd), uma pequena proteína ferro-sulfurosa hidrossolúvel (ver Figuras 7.19 e 7.27). A flavoproteína associada à membrana ferredoxina-NADP*-redutase (FNR) reduz o NADP' a NADPH, completando, assim, a sequência do transporte acíclico de elétrons, que inicia com a oxidação da água. Além da redução do NADP", a ferredoxina reduzida produzida pelo PSI possui várias outras funções no cloroplasto, como o suprimento de redutores para reduzir o nitrato e a regulação de algumas das enzimas da fixação do carbono (ver Capítulo 8). O fluxo cíclico de elétrons gera ATP, mas não NADPH Alguns dos complexos citocromo b,f são encontrados na região do estroma da membrana, onde está localizado o PSI. Sob certas circunstâncias, sabe-se que pode ocorrer um fluxo cíclico de elétrons a partir do lado redutor do PSI, via plasto-hidroquinona e complexo b,f e de volta ao P700. Esse fluxo cíclico de elétrons está acoplado ao bombeamento de prótons para o lume, os quais podem ser utilizados para a síntese de ATP mas não oxida água ou reduz NADP* (ver Figura 7.16B). O fluxo cíclico de elétrons é especialmente importante como uma fonte de ATP nos cloroplastos da bainha do feixe vascular de algumas plantas que possuem o tipo C, de fixação de carbono (ver Capítulo 8). O mecanismo molecular do fluxo cíclico de elétrons ainda não é completamente compreendido. Algumas proteínas envolvidas na regulação do processo estão sendo descobertas, e esta se mantém uma área ativa de pesquisas. Alguns herbicidas bloqueiam o fluxo fotossintético de

elétrons O uso de herbicidas para matar plantas indesejáveis é largamente adotado na agricultura moderna. Muitas classes diferentes de herbicidas foram desenvolvidas. Alguns agem bloqueando a biossíntese de aminoácidos, carotenoides ou lipídeos ou perturbando a divisão celular. Outros herbicidas, como diclorofenildimetilureia (DCMU, também conhecido como diuron) e paraquat, bloqueiam o fluxo de elétrons fotossintéticos (Figura 7.28). 193 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas (A) cl N | ci cr c 7 E N(CH), Paraquat (metilviologênio) DCMU (diuron) (diclorofenildimetilureia) (B) o E Ea NADP*| E [NADPH] E Rá o | “a 0, P680 Figura 7.28 Estrutura química e mecanismo de ação de dois importantes herbicidas. (A) Estrutura química do diclorofenildimetilureia (DCMU) e do metilviologênio (paraquat), dois herbicidas que bloqueiam o fluxo de elétrons fotossintéticos. O DCMU também é conhecido como diuron. (B) Sítios de ação dos dois herbicidas. O DCMU bloqueia o fluxo de elétrons nos aceptores de plastoquinona do PSII, por competição pelo sítio de ligação da plastoquinona. O paraquat atua recebendo elétrons dos aceptores primários do PSI. O DCMU bloqueia o fluxo de elétrons nos aceptores quinona do PSII, competindo pelo sítio de ligação da plastoquinona que normalmente é ocupado pela PQ,. O paraquat aceita elétrons dos aceptores primários do PSI e, então, reage com o oxigênio para formar superóxido, O,, uma espécie que é muito prejudicial aos componentes do cloroplasto. O transporte de prótons e a síntese de ATP no cloroplasto As seções anteriores mostraram como a energia capturada da luz é utilizada para reduzir o NADP” a NADPH. Outra fração dessa energia capturada é utilizada para a síntese do ATP dependente de luz, que é conhecida como fotofosforilação. Esse processo foi descoberto por Daniel Arnon e colaboradores na década de 1950. Sob condições celulares normais, a fotofosforilação requer fluxo de elétrons, embora, sob certas condições, o fluxo de elétrons e a fotofosforilação possam ocorrer independentemente. O fluxo de elétrons sem o acompanhamento da fosforilação é dito desacoplado. Hoje é amplamente aceito que a fotofosforilação funciona via mecanismo quimiosmótico. Esse mecanismo foi proposto pela primeira vez por Peter Mitchell, na década de 1960. O mesmo mecanismo geral aciona a fosforilação durante a respiração aeróbia em bactérias e mitocôndrias (ver Capítulo 12), bem como a transferência de muitos

194 Unidadell « Bioquímica e Metabolismo 3 Tilacoides do cloroplasto Equilíbrio ————— Figura 7.29 Resumo do experimento realizado por Jagendorf e colaboradores. Os tilacoides isolados de cloroplastos e mantidos previamente em pH 8 são equilibrados em um meio ácido em pH 4. Os tilacoides são, então, transferidos para um tampão em pH 8 contendo ADP e P.. O gradiente de prótons gerado por essa maniíons e metabólitos através de membranas (ver Capítulo 6). A quimiosmose parece ser um aspecto unificador dos processos de membrana em todas as formas de vida. No Capítulo 6, foi discutido o papel das ATPases na quimiosmose e no transporte de íons na membrana plasmática das células. O ATP utilizado pela ATPase da membrana plasmática é sintetizado pela fotofosforilação no cloroplasto e pela fosforilação oxidativa na mitocôndria. Aqui, o interesse é a quimiosmose e as diferenças de concentração transmembrana de prótons utilizados para produzir ATP no cloroplasto. O princípio básico da quimiosmose é que as diferenças na concentração de íons e as diferenças no potencial elétrico através das membranas são uma fonte de energia livre que pode ser utilizada pela célula. Conforme descrito pela segunda lei da termodinâmica (ver Apêndice 1 na internet, para uma discussão mais detalhada), qualquer distribuição não uniforme de matéria ou energia representa uma fonte de energia. As diferenças no potencial químico de qualquer espécie molecular cujas concentrações não são as mesmas em lados opostos de uma membrana proporcionam tal fonte de energia. A natureza assimétrica da membrana fotossintética e o fato de que o fluxo de prótons de um lado para outro da membrana acompanha o fluxo de elétrons foram discutidos anteriormente. A direção da translocação de prótons é tal que o estroma se torna mais alcalino (menos íons Hº) e o lume mais ácido (mais íons Hº, como consequência do transporte de elétrons (ver Figuras 7.20 e 7.26). Algumas das primeiras evidências respaldando o mecanismo quimiosmótico da formação fotossintética de ATP foram fornecidas pelo elegante experimento conduzido por André Jagendorf e colaboradores (Figura 7.29). Eles colocaram tilacoides de cloroplastos em uma suspensão-tampão de pH 4, e o tampão difundiu-se através da membrana, causando um equilíbrio nesse pH ácido entre o interior e o exterior do tilacoide. Eles, então, transferiram rapidamente os tilacoides para um tampão de pH 8, criando, assim, uma

Transferência dos tilacoides E > No escuro À pulação forneceu uma força propulsora para a síntese de ATP na ausência da luz. Esse experimento confirmou as predições da teoria quimiosmótica, segundo a qual um potencial químico através da membrana pode fornecer energia para a síntese de ATP. (De Jagendorf, 1967.) diferença de pH de 4 unidades através da membrana do tilacoide, com o interior mais ácido em relação ao exterior. Eles constataram que grandes quantidades de ATP eram formadas a partir de ADP + P, por esse processo, sem a entrada de luz ou o transporte de elétrons. Esse resultado dá suporte às predições da hipótese quimiosmótica, descrita nos parágrafos seguintes. Mitchell propôs que a energia total disponível para a síntese de ATP a qual chamou de força motriz de prótons (Ap), é a soma de um potencial químico de prótons e um potencial elétrico transmembrana. Esses dois componentes da força motriz de prótons do lado de fora da membrana para o interior são dados pela seguinte equação: Ap = AE-59pH, —- pH) (7.9) onde AE é o potencial elétrico transmembrana e pH, — pH, (ou ApH) é a diferença de pH através da membrana. A constante de proporcionalidade (a 25ºC) é 59 mV por unidade de pH, de forma que uma diferença transmembrana de 1 unidade de pH é equivalente a um potencial de membrana de 59 mV. A maior parte das evidências sugere que o equilíbrio dinâmico do potencial elétrico é relativamente pequeno nos cloroplastos, de forma que a maior parte da força motriz de prótons é derivada do gradiente de pH. Além da necessidade dos carregadores móveis de elétrons já discutidos, a distribuição desigual dos fotossistemas Hele da ATP-sintase na membrana do tilacoide (ver Figura 7.16) representa uma das dificuldades encontradas para a formação do ATP. A ATP-sintase é encontrada apenas nas lamelas estromais e nas margens das pilhas de grana. Os prótons bombeados através da membrana pelo complexo citocromo b,f ou os prótons produzidos pela oxidação da água no meio dos grana necessitam se movimentar lateralmente várias dezenas de nanômetros para alcançar a ATP-sintase. O ATP é sintetizado por um complexo enzimático (massa de -400 kDa) conhecido por vários nomes: ATP-sintase, ATPase (pela reação reversa da hidrólise do ATP) e CF,-CF,. Essa enzima consiste em duas partes: uma porção

(A) Estroma [ADD +) CFy< E ATE , DOC XX) SA) CFSs U do tilacoide () Lume do tilacoide (B) £ E Estroma Membrana do tilacoide Lume do tilacoide hidrofóbica ligada à membrana, chamada de CF, e uma porção que sai da membrana para dentro do estroma, chamada de CF, (Figura 7.30). A CF, parece formar um canal através da membrana, pelo qual os prótons podem passar. ACF, é formada por vários peptídeos, incluindo três cópias de cada um dos peptídeos a e B, arranjados alternadamente de forma similar aos gomos de uma laranja. Enquanto os sítios catalíticos estão localizados principalmente nos B-polipeptídeos, acredita-se que muitos dos outros peptídeos tenham funções primordialmente de regulação. ACF, é a porção do complexo onde o ATP é sintetizado. A estrutura molecular da ATP-sintase mitocondrial já foi determinada por cristalografia de raios X. Embora existam diferenças significativas entre as enzimas dos cloroplastos e das mitocôndrias, elas têm a mesma arquitetura geral e, provavelmente, sítios catalíticos quase idênticos. Na verdade, existem similaridades marcantes na forma como o fluxo de elétrons está acoplado à translocação de prótons nos cloroplastos, nas mitocôndrias e nas bactérias 195 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Figura 7.30 Composição das subunidades (A) e estrutura cristalina compilada (B) da ATP-sintase F,F, cloroplástica. Essa enzima consiste em um grande complexo com múltiplas subunidades, CF,, ligado no lado estromal da membrana a uma porção integral de membrana, conhecida como CF,. A CF, consiste em cinco diferentes polipeptídeos, com uma estequiometria de qs,Bs, y, O, 8. A CF, provavelmente contém quatro diferentes polipeptídeos, com uma estequiometria de a, b, b', cy. Prótons provenientes do lume são transportados pelo polipeptídeo giratório c e ejetados no lado do estroma. A estrutura é muito semelhante à da ATP-sintase F,F, mitocondrial (ver Capítulo 12) e da ATPase tipo V vacuolar (ver Capítulo 6). (Cortesia de W. Frasch.) purpúreas (Figura 7.31). Outro aspecto marcante do mecanismo da ATP-sintase é que o ramo interno e provavelmente muito da porção CF, da enzima giram durante a catálise. A enzima é, na realidade, um minúsculo motor molecular (ver Tópicos 7.9 e 12.4 na internet). Três moléculas de ATP são sintetizadas em cada rotação da enzima. A imagem microscópica direta da porção CF, da ATP-sintase do cloroplasto indica que ela contém 14 cópias da subunidade integral de

membrana. Cada subunidade pode translocar um próton através da membrana em cada rotação do complexo. Isso sugere que a estequiometria de prótons translocados para ATP formados é de 14/3, ou 4,67. Os valores medidos desse parâmetro em geral são menores que esse valor, e as razões para essa discrepância ainda não são compreendidas. Reparo e regulação da maquinaria fotossintética Os sistemas fotossintéticos enfrentam um desafio especial. Eles são construídos para absorver grandes quantidades de energia luminosa e transformá-la em energia química. Em nível molecular, a energia presente em um fóton pode ser danosa, especialmente sob condições desfavoráveis. A energia luminosa em excesso pode levar à produção de espécies tóxicas, tais como superóxidos, oxigênio singleto e peróxidos, podendo ocorrer danos se tal energia luminosa não for dissipada com segurança. Os organismos fotossintetizantes, portanto, possuem mecanismos complexos de regulação e reparo. Alguns desses mecanismos regulam o fluxo de energia no sistema de antenas, a fim de evitar excesso de excitação dos centros de reação e garantir que os dois fotossistemas sejam igualmente acionados. Embora muito efetivos, esses processos não são inteiramente à prova de falhas e, às vezes, compostos tóxicos são produzidos. Mecanismos adicionais são necessários para dissipar esses compostos, em particular as espécies tóxicas de oxigênio. Nesta seção, é examinado como alguns desses processos funcionam para proteger o sistema contra os danos causados pela luz. A despeito desses mecanismos de proteção e de limpeza, podem ocorrer danos, sendo necessários mecanismos adicionais para reparar o sistema. A Figura 7.32 oferece uma visão geral dos vários níveis dos sistemas de regulação e reparo.

196 Unidadell « Bioquímica e Metabolismo (A) Bactérias purpúreas CITOSOL (5) Luz f Complexo cit bc, PERIPLASMA (B) Cloroplastos ESTROMA HO O, o) LUME (C) Mitocôndrias MATRIZ Complexo cit bc, Í D)—— 6 ESPAÇO INTERMEMBRANA Os carotenoides servem como agentes fotoprotetores Além de sua função como pigmentos acessórios, os carotenoides desempenham um papel essencial na fotoproteção. As membranas fotossintéticas podem ser facilmente danificadas pelas grandes quantidades de energia absorvida pelos pigmentos se essa energia não puder ser armazenada pela fotoquímica; essa é a razão da necessidade de um mecanismo de proteção. O mecanismo de fotoproteção pode ser visto como uma válvula de segurança, liberando o excesso de energia antes que possa danificar o organismo. Quando a energia armazenada nas clorofilas em seu estado excitado ATPFigura 7.31 Similaridades entre os fluxos fotossintético e respiratório de elétrons em bactérias purpúreas, cloroplastos e mitocôndrias. Em todos os três, o fluxo de elétrons está acoplado à translocação de prótons, criando uma força motriz de prótons transmembrana (Ap). A energia na força motriz de prótons é, então, utilizada para a síntese de ATP pela ATP-sintase. (A) Um centro de reação na bactérias purpúreas fotossintetizantes realiza o fluxo cíclico de elétrons, gerando um potencial de -sintase prótons pela ação do complexo citocromo bc,. (B) Os cloroplastos realizam o fluxo acíclico de elétrons, oxidando a água e reduzindo o NADP*. Prótons são produzidos (5) pela oxidação da água e pela oxidação da PQH, (denominado “PQ” na ilustração) pelo complexo citocromo b,f. (C) As mitocôndrias oxidam NADH a NAD* e reduzem oxigênio a água. Prótons são bombeados por enzima NADH-desidrogenase, complexo citocromo bc, e citocromo oxidase. As ATP-sintases nos três sistemas são muito similares em estrutura. -sintase ATP-sintase é rapidamente dissipada pela transferência de excitação ou fotoquímica, o estado de excitação é dito quenched. Se o estado excitado da clorofila não é rapidamente quenched pela transferência de excitação ou pela fotoquímica, ela pode reagir com o oxigênio molecular para formar um estado excitado do oxigênio conhecido como oxigênio singleto COM. O oxigênio singleto, extremamente reativo, segue em frente, reagindo e danificando muitos componentes celulares, especialmente lipídeos. Os carotenoides exercem sua ação fotoprotetora por meio do rápido

quenching dos estados excitados da clorofila. O estado excitado dos carotenoides não possui energia suficiente para formar

Intensidade Fótons utilizados de fótons mm na fotossíntese ss Excesso de fótons Primeira linha de defesa: mecanismos de supressão Estado tripletos de Chi (3ChI") Fotoprodutos Superóxido (0,7) Segunda linha) tóxicos Oxigênio singleto (10,*) de defesa: Peróxido de hidrogênio (H > 05) sistemas de Radical hidroxila (*OH) inativação (p. ex., carotenoides, superóxido Dano à D1 dismutase, do PSII ascorbato) Reparo, síntese de novo D1 oxidada Fotoinibição oxigênio singleto, de modo que ele decai de volta ao estado-base enquanto perde sua energia sob forma de calor. Organismos mutantes sem carotenoides não conseguem viver na presença de luz e oxigênio molecular - uma situação difícil para organismos fotossintetizantes produtores de O,. Mutantes de bactérias fotossintetizantes não produtoras de O, carentes de carotenoides podem ser mantidos em condições de laboratório, se o oxigênio for excluído do meio de cultura. Algumas xantofilas também participam na dissipação da energia O quenching não fotoquímico, um dos principais processos que regulam a distribuição da energia de excitação para os centros de reação, pode ser considerado como um "botão para ajuste de volume" que regula o fluxo de excitações para o centro de reação do PSIL em um nível aceitável, dependendo da intensidade luminosa e de outras condições. O processo parece ser uma parte essencial da regulação dos sistemas de antena na maioria das algas e plantas superiores. O quenching não fotoquímico é o quenching da fluorescência da clorofila (ver Figura 7.5) por processos outros que não a fotoquímica. Como consequência do quenching não fotoquímico, uma grande fração das excitações no sistema de antena causadas pela iluminação intensa é eliminada por sua conversão em calor. Acredita-se que o quenching não fotoquímico esteja envolvido na proteção da maquinaria fotossintética contra a superexcitação e o subsequente dano. O mecanismo molecular do quenching não fotoquímico não é bem compreendido, e evidências sugerem que exis197 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas Figura 7.32 Visão geral da regulação da captura de fótons e da proteção e do reparo de dano causado pela luz. A proteção contra danos causado pela luz é um processo com muitos níveis. A primeira linha de defesa é a supressão do dano pelo quenching do excesso de excitação na forma de calor. Se essa defesa não for suficiente e se fotoprodutos tóxicos se formarem, uma diversidade de sistemas de

inativação elimina os fotoprodutos reativos. Se essa segunda linha de defesa também falhar, os fotoprodutos resultantes do excesso de excitação luminosa podem danificar a proteína D1 do PSII. Esse dano leva à fotoinibição. A proteína D1 é, após, removida do centro de reação PSIl e degradada. Uma nova proteína D1 é sintetizada e reinserida no centro de reação PSII para formar uma unidade funcional. (De Asada, 1999.) tam vários processos de quenching distintos, que podem ter diferentes mecanismos subjacentes. Está claro que o pH do lume do tilacoide e o estado de agregação dos complexos antena são fatores importantes. Três carotenoides, chamados xantofilas, estão envolvidos no quenching não fotoquímico: violaxantina, anteraxantina e zeaxantina (Figura 7.33). Em condições de luminosidade alta, a violaxantina é convertida em zeaxantina, via intermediário anteraxantina, pela enzima violaxantina de-epoxidase. Quando a intensidade luminosa decresce, o processo é invertido. Acredita-se que a ligação de prótons e da zeaxantina às proteínas da antena de captação de luz cause alterações conformacionais que levam ao quenching e à dissipação por calor. O quenching não fotoquímico parece estar preferencialmente associado ao complexo antena periférico do PSIL a proteína PsbS. Evidências recentes sugerem que o processo transitório de transferência de elétrons pode ser parte importante do mecanismo molecular de quenching, embora outras explicações moleculares também tenham sido propostas. Essa área de pesquisa permanece ativa e controversa. O centro de reação do fotossistema Il é facilmente danificado Outro efeito que parece ser um fator importante na estabilidade do aparelho fotossintético é a fotoinibição que ocorre quando o excesso de excitação que chega ao centro de reação do PSlI leva à sua inativação e dano. A fotoinibição é um conjunto complexo de processos moleculares, definidos como a inibição da fotossíntese pelo excesso de luz. Conforme será discutido em detalhes no Capítulo 9, a fotoinibição é reversível nos estágios iniciais. Entretanto, a inibição prolongada resulta em dano ao sistema, de tal modo que o centro de reação do PSII precisa ser desmontado e reparado. O alvo principal desse dano é a proteína D1, que faz parte do complexo do centro de reação PSII (ver Figura 7.22). Quando é danificada pelo excesso de luz, a proteína D1 necessita ser removida da membrana e substituída por uma molécula recém-sintetizada. Os demais componentes do centro de reação PSII não são danificados pelo excesso de luz, acreditando-

se que sejam reciclados, de modo que a proteína D1 é o único componente que precisa ser sintetizado (ver Figura 7.32).

198 Unidadell é Bioquímica e Metabolismo Luminosidade baixa o Violaxantina H,O 2H NADPH) Ascorbato 2H + 0, H,0 DA AAA AO ASA AS (0) Ro Anteraxantina H,0 2H naorH) (corto 2H + 0 > HO Lumino: DA ASA ASA ASAS sidade alta HO Zeaxantina O fotossistema | está protegido das espécies ativas de oxigênio O PSI é particularmente vulnerável aos danos provocados pelas espécies reativas de oxigênio. O aceptor ferredoxina do PSI é um redutor muito forte, que pode reduzir com facilidade o oxigênio molecular, formando superóxido (0,"). Essa redução compete com a canalização normal dos elétrons para reduzir o NADP" e outros processos. O superóxido é um de uma série de espécies reativas de oxigênio que podem ser muito prejudiciais a membranas biológicas, mas que, quando produzidas dessa maneira, são passíveis de eliminação pela ação de uma série de enzimas, incluindo superóxido dismutase e ascorbato peroxidase. O empilhamento dos tilacoides permite a partição de energia entre os fotossistemas O fato de a fotossíntese nas plantas superiores ser operada por dois fotossistemas com diferentes propriedades de absorção de luz constitui um problema especial. Se a taxa de envio da energia ao PSI e ao PSII não é igualada com precisão, e se as condições são tais que a taxa de fotossíntese é limitada pela disponibilidade de luz (intensidade luminosa baixa), a taxa de fluxo de elétrons será limitada pelo fotossistema que esteja recebendo a menor quantidade de energia. Na situação mais eficiente, a entrada de energia seria igual para os dois fotossistemas. Contudo, não existe um arranjo único de pigmentos que possa satisfazer essa exigência, pois em diferentes momentos do dia a intensidade luminosa e a distribuição espectral tendem a favorecer um ou outro fotossistema. Esse problema pode ser solucionado por um mecanismo que altere a distribuição de energia de um fotossistema OH Figura 7.33 Estrutura química da violaxantina, da anteraxantina e da zeaxantina. O estado altamente quenched do PSIl está associado à zeaxantina; o estado não quenched, à violaxantina. Enzimas interconvertem esses dois carotenoides, tendo a anteraxantina como intermediário, em resposta a alterações nas condições ambientais, em especial às condições de intensidade luminosa. A formação da zeaxantina utiliza o ascorbato como cofator, e a formação da violaxantina requer NADPH. oH para outro, em resposta a condições diferentes. Já foi demonstrado que esse mecanismo de

regulação opera sob diferentes condições experimentais. A observação de que a produtividade quântica total da fotossíntese é quase independente do comprimento de onda (ver Figura 7.12) sugere fortemente a existência desse mecanismo. As membranas dos tilacoides contêm uma proteína-quinase que pode fosforilar um resíduo específico de treonina na superfície do LHCII, um dos pigmentos proteicos antena ligados à membrana já descritos neste capítulo (ver Figura 718). Quando o LHCII não está fosforilado, ele envia mais energia ao PSII, e quando está fosforilado, remete mais energia ao PSI. A quinase é ativada quando a plastoquinona, um dos carregadores de elétrons entre PSI e PSII, acumula-se no estado reduzido. A plastoquinona reduzida acumula-se quando o PSII está sendo ativado com maior frequência do que o PSI. O LHCII fosforilado migra, então, das regiões empilhadas da membrana para as regiões não empilhadas (ver Figura 7.16), provavelmente devido a interações repulsivas com as cargas negativas nas membranas adjacentes. oH Genética, montagem e evolução dos sistemas fotossintéticos Os cloroplastos possuem seu próprio DNA, mRNA e maquinaria para a síntese de proteínas, mas a maior parte de suas proteínas é codificada por genes nucleares e importada para os cloroplastos. Nesta seção, são consideradas a genética, a montagem e a evolução dos principais componentes dos cloroplastos. Os genes dos cloroplastos exibem padrões de hereditariedade não mendelianos Os cloroplastos e as mitocôndrias reproduzem-se por divisão, em vez de síntese de novo. Esse modo de reprodução não é uma surpresa, pois essas organelas contêm informação genética que não está presente no núcleo. Durante a divisão celular, os cloroplastos são divididos entre as duas células-filhas. Na maioria das plantas sexuadas, entretanto, apenas a planta-mãe contribui com cloroplastos para o zigoto. Nessas plantas, o padrão normal de herança mendeliana não se aplica aos genes codificados no cloroplasto,

porque a prole recebe cloroplastos de apenas um dos progenitores. O resultado é uma herança não mendeliana, ou materna. Várias características são herdadas assim; um exemplo é a característica de resistência a herbicidas discutida no Tópico 7.10 na internet. A maioria das proteínas dos cloroplastos é importada do citoplasma As proteínas do cloroplasto podem ser codificadas pelo DNA do cloroplasto ou pelo DNA do núcleo. As proteínas codificadas no cloroplasto são sintetizadas em ribossomos do cloroplasto; as codificadas no núcleo são sintetizadas em ribossomos citoplasmáticos e daí transportadas para os cloroplastos. Muitos dos genes nucleares contêm íntrons — que são sequências de bases que não codificam para proteínas. O mRNA é processado para remover os íntrons, e as proteínas são, então, sintetizadas no citosol. Os genes necessários para o funcionamento do cloroplasto estão distribuídos no núcleo e no genoma do cloroplasto sem um padrão definido, mas ambos os conjuntos são essenciais para a viabilidade do cloroplasto. Alguns genes do cloroplasto são necessários para outras funções celulares, como a síntese dos hemes e de lipídeos. O controle da expressão dos genes nucleares que codificam para as proteínas dos cloroplastos é complexo e dinâmico, envolvendo regulação dependente da luz mediada pelo fitocromo e pela luz azul (ver Capítulo 16), bem como outros fatores. O transporte das proteínas do cloroplasto sintetizadas no citosol constitui um processo rigidamente regulado. Por exemplo, a enzima rubisco (ver Capítulo 8), que atua no processo de fixação do carbono, tem dois tipos de subunidades: uma grande, codificada no cloroplasto, e outra pequena, codificada no núcleo. As subunidades pequenas da rubisco são sintetizadas no citosol e transportadas para o cloroplasto, onde a enzima será montada. Nesse e em outros casos conhecidos, as proteínas dos cloroplastos codificadas no núcleo são sintetizadas como proteínas precursoras, contendo uma sequência de aminoácidos N-terminal conhecida como peptídeo de trânsito. Essa sequência terminal conduz a proteína precursora até o cloroplasto e facilita sua passagem pelas membranas externa e interna, sendo, então, eliminada. A plastocianina carregadora de elétrons é uma proteína hidrossolúvel codificada no núcleo, porém atuante no lume do cloroplasto. Ela necessita, portanto, atravessar três membranas para alcançar seu destino no lume. O peptídeo de trânsito da plastocianina é muito grande e seu processamento

ocorre em mais de uma etapa, à medida que direciona a proteína por meio de duas translocações sequenciais através da membrana interna do envoltório e da membrana do tilacoide. A biossintese e a quebra das clorofilas são rotas complexas As clorofilas são moléculas complexas especialmente ajustadas para as funções de absorção de luz, transferência de energia e transferência de elétrons que realizam durante a 199 Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas fotossíntese (ver Figura 7.6). Como todas as outras moléculas biológicas, as clorofilas são construídas por uma rota biossintética em que se empregam moléculas simples para a montagem de moléculas mais complexas. Cada etapa na rota biossintética é catalisada enzimaticamente. A rota biossintética das clorofilas consiste em mais de uma dúzia de etapas (ver Tópico 7.11 na internet). O processo pode ser dividido em várias fases (Figura 7.34), podendo cada uma ser considerada isoladamente, porém, na célula, são altamente coordenadas e reguladas. Essa regulagem é essencial, pois a clorofila livre e muitos dos intermediários biossintéticos são prejudiciais aos componentes celulares. O dano resulta, em grande parte, do fato de que as clorofilas absorvem a luz de maneira eficiente; porém, na ausência das outras proteínas do sistema de transporte, elas não possuem a rota para liberar a energia, resultando na formação de singletos de oxigênio tóxicos. A rota de decomposição das clorofilas em folhas senescentes é bastante diferente da rota biossintética. A primeira etapa é a remoção da cauda de fitol por uma enzima conhecida como clorofilase, seguida pela remoção do magnésio pela enzima magnésio de-quelatase. Em seguida, a estrutura de porfirina é aberta por uma enzima oxigenase (dependente de oxigênio), formando um tetrapirrol de cadeia aberta. O tetrapirrol é, após, modificado para formar produtos hidrossolúveis e incolores. Esses metabólitos incolores são exportados do cloroplasto senescente e transportados para o vacúolo, onde são permanentemente armazenados. Os metabólitos da clorofila não são mais processados ou reciclados, embora as proteínas associadas a eles no cloroplasto sejam recicladas subsequentemente para novas proteínas. Acredita-se que a reciclagem das proteínas seja importante para a economia de nitrogênio pela planta. Os organismos fotossintetizantes complexos evoluíram a partir de formas mais simples O complicado aparelho fotossintético encontrado em plantas e algas é o produto final de uma longa sequência evolutiva. Muito pode ser

compreendido sobre esse processo evolutivo a partir da análise de organismos fotossintetizantes procarióticos mais simples, incluindo as bactérias anoxigênicas e as cianobactérias. O cloroplasto constitui-se em uma organela celular semiautônoma, com seu próprio DNA, e um aparelho completo para a síntese de proteínas. Muitas das proteínas que compõem o aparelho fotossintético, além das clorofilas e dos lipídeos, são sintetizadas no próprio cloroplasto. Outras são importadas do citoplasma e codificadas por genes nucleares. Como aconteceu essa curiosa divisão de trabalho? A maioria dos especialistas hoje concorda que o cloroplasto descende de uma relação simbiótica entre uma cianobactéria e uma única célula eucariótica não fotossintetizante. Este tipo de relacionamento é chamado de endossimbiose. Originalmente, as cianobactérias eram capazes de viver independentemente, mas, com o passar do tempo,

200 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo Fase cooH cooH E E HOOC Hi a ç z CooH Po —— TA cio fio N | CooH CH,NH, H NH, Ácido glutâmico Ácido 5-aminolevulínico (ALA) Fase III COOH (o) Co,CH; Clorofilídeo a [cauda de fitol Fase IV Cauda de fitol Clorofila a muito de sua informação genética necessária para o funcionamento celular normal perdeu-se, e uma substancial quantidade de informação necessária para sintetizar o aparelho fotossintético foi transferida para o núcleo. Desse modo, o cloroplasto não pôde mais viver fora de seu hospedeiro e, por fim, tornou-se parte integral da célula. Porfobilinogênio (PBG) NADPH, luz Protoclorofilídeo oxirredutase CH; Fase II CcooH Protoporfirina IX Mg2+ y JS CooH cH / Sítio de redução CooH Protoclorofilídeo a monovinílico Figura 7.34 Rota biossintética da clorofila. A rota inicia com o ácido glutâmico, que é convertido em ácido 5-aminolevulínico (ALA). Duas moléculas de ALA são condensadas para formar porfobilinogênio (PBG). Quatro moléculas de PBG são ligadas para a formação da protoporfirina IX. O magnésio (Mg) é, então, inserido, e a ciclização dependente de luz do anel E, a redução do anelDe a ligação da cauda de fitol completam o processo. Muitas etapas do processo estão omitidas nesta figura. Em alguns tipos de algas, os cloroplastos surgiram por endossimbiose de organismos eucarióticos fotossintetizantes. Nesses organismos, o cloroplasto é delimitado por três e, em alguns casos, por quatro membranas, que, acredita-se sejam resquícios das membranas plasmáticas dos organismos precursores. As mitocôndrias são igualmente consideradas como originadas por endossimbiose em um evento separado, muito antes da formação dos cloroplastos. As respostas para outras questões relacionadas com a evolução da fotossíntese são menos claras. Elas incluem a natureza dos sistemas fotossintéticos ancestrais, como os dois fotossistemas se tornaram ligados e a origem evolutiva do complexo de liberação do oxigênio.

Capítulo 7 e Fotossíntese: Reações Luminosas RESUMO A fotossíntese nas plantas usa a energia luminosa para a síntese de carboidratos e a liberação de oxigênio a partir de dióxido de carbono e água. A energia armazenada nos carboidratos é utilizada para realizar processos celulares na planta e serve como fonte de energia para todas as formas de vida. Fotossíntese nas plantas superiores e Dentro dos cloroplastos, as clorofilas absorvem a energia da luz para a oxidação da água, liberando oxigênio e produzindo NADPH e ATP (reações do tilacoide). e NADPH e ATP são utilizados na redução do dióxido de carbono para formar açúcares (reações de fixação do carbono). Conceitos gerais e A luz comporta-se como partícula e onda, levando energia sob forma de fótons, dos quais alguns são utilizados pelas plantas (Figuras 7.1-7.3). e As clorofilas energizadas pela luz podem fluorescer, transferir energia para outras moléculas ou utilizar sua energia para induzir reações químicas (Figuras 7.5, 7.10). e Todos os organismos fotossintetizantes contêm uma mistura de pigmentos com diferentes estruturas e propriedades de absorção de luz (Figuras 7.6, 7.7). Experimentos-chave para a compreensão da fotossíntese e Um espectro de ação para a fotossíntese mostra a liberação de oxigênio por algas em certos comprimentos de onda (Figuras 7.8, 7.9). e Complexos antena de pigmentos proteicos capturam a energia da luz e a transferem para os complexos do centro de reação (Figura 7.10). e A luz impulsiona a redução do NADP* e a formação do ATP. Organismos produtores de oxigênio possuem dois fotossistemas (PSl e PSI) que operam em série (Figuras 7.12, 7.13). Organização do aparelho fotossintético Dentro do cloroplasto, as membranas do tilacoide possuem os centros de reação, os complexos antena de captação de luz e a maioria das proteínas carregadoras de elétrons. O PSle o PSII estão espacialmente separados nos tilacoides (Figura 7.16). Organização dos sistemas antena de absorção de luz e O sistema antena canaliza a energia para os centros de reação (Figura 7.17). e As proteínas de captação de luz de ambos os fotossistemas são estruturalmente similares (Figura 7.18). Mecanismos de transporte de elétrons e O esquema Z identifica o fluxo de elétrons da água ao NADP*, pelos carregadores no PSll e no PSI (Figuras 7.13, 7.19). e Quatro grandes complexos proteicos transferem elétrons: PSII, citocromo b,f, PSI e ATP-sintase (Figuras 7.16, 7.20). e A clorofila do centro de reação do PSI possui

uma absorção máxima em 700 nm; a clorofila do centro de reação do PSll tem sua absorção máxima em 680 nm. O centro de reação PSIl é um complexo pigmento proteico composto por múltiplas subunidades (Figuras 7.22, 7.23). fons manganês são necessários para oxidar a água. Duas plastoquinonas hidrofóbicas aceitam elétrons do PSII (Figuras 7.20, 7.24). Os prótons são translocados para o lume do tilacoide quando os elétrons passam pelo complexo citocromo bçf (Figuras 7.20, 7.25). Plastoquinona e plastocianina transportam elétrons entre o PSII eo PSl (Figura 7.26). NADP* é reduzido pelo centro de reação do PSI utilizando três centros Fe-S e ferredoxina como carregadores de elétrons (Figura 7.27). e O fluxo cíclico de elétrons produz ATP por bombeamento de prótons, mas não produz NADPH. e Herbicidas podem bloquear o fluxo fotossintético de elétrons (Figura 7.28). O transporte de prótons e a síntese de ATP no cloroplasto e A transferência in vitro de tilacoides de cloroplastos equilibrados em pH 4 para um tampão de pH 8 resultou na formação de ATP a partir de ADP e P, dando suporte à hipótese quimiosmótica (Figura 7.29). e Os prótons movimentam-se por meio um gradiente eletroquimico (força motriz de prótons), passando por uma ATP-sintase e formando ATP (Figura 7.30). e Durante a catálise, a porção CF, da ATP-sintase gira como um motor em miniatura. e Atranslocação de prótons nos cloroplastos, das mitocôndrias e das bactérias purpúreas mostra similaridades significativas (Figura 7.31). Reparo e regulação da maquinaria fotossintética * A proteção e o reparo do dano causado pela luz consistem em quenching e dissipação de calor, neutralização de produtos tóxicos e reparo por síntese do PSIl (Figura 7.32). e As xantofilas (carotenoides) participam no quenching não fotoquímico (Figura 7.33). e A fosforilação do LHCII mediada por uma quinase causa sua migração para os tilacoides empilhados e a distribuição de energia para o PSI. Após desfosforilação, o LHCII migra para os tilacoides não empilhados e distribui mais energia para o PSII. 201

RESUMO

A fotossíntese nas plantas usa a energia luminosa para a síntese de carboidratos e a liberação de oxigênio a partir de dióxido de carbono e água. A energia armazenada nos carboidratos é utilizada para realizar processos celulares na planta e serve como fonte de energia para todas as formas de vida.

Fotossíntese nas plantas superiores

- Dentro dos cloroplastos, as clorofilas absorvem a energia da luz para a oxidação da água, liberando oxigênio e produzindo NADPH e ATP (reações do tilacoide).
- NADPH e ATP são utilizados na redução do dióxido de carbono para formar açúcares (reações de fixação do carbono).

Conceitos gerais

- A luz comporta-se como partícula e onda, levando energia sob forma de fótons, dos quais alguns são utilizados pelas plantas (**Figuras 7.1-7.3**).
- As clorofilas energizadas pela luz podem fluorescer, transferir energia para outras moléculas ou utilizar sua energia para induzir reações químicas (**Figuras 7.5, 7.10**).
- Todos os organismos fotossintetizantes contêm uma mistura de pigmentos com diferentes estruturas e propriedades de absorção de luz (**Figuras 7.6, 7.7**).

Experimentos-chave para a compreensão da fotossíntese

- Um espectro de ação para a fotossíntese mostra a liberação de oxigênio por algas em certos comprimentos de onda (**Figuras 7.8, 7.9**).
- Complexos antena de pigmentos proteicos capturam a energia da luz e a transferem para os complexos do centro de reação (**Figura 7.10**).
- A luz impulsiona a redução do $NADP^+$ e a formação do ATP. Organismos produtores de oxigênio possuem dois fotossistemas (PSI e PSII) que operam em série (**Figuras 7.12, 7.13**).

Organização do aparelho fotossintético

- Dentro do cloroplasto, as membranas do tilacoide possuem os centros de reação, os complexos antena de captação de luz e a maioria das proteínas carregadoras de elétrons. O PSI e o PSII estão espacialmente separados nos tilacoides (**Figura 7.16**).

Organização dos sistemas antena de absorção de luz

- O sistema antena canaliza a energia para os centros de reação (**Figura 7.17**).
- As proteínas de captação de luz de ambos os fotossistemas são estruturalmente similares (**Figura 7.18**).

Mecanismos de transporte de elétrons

- O esquema Z identifica o fluxo de elétrons da água ao $NADP^+$, pelos carregadores no PSII e no PSI (**Figuras 7.13, 7.19**).
- Quatro grandes complexos proteicos transferem elétrons: PSII, citocromo b_6f, PSI e ATP-sintase (**Figuras 7.16, 7.20**).
- A clorofila do centro de reação do PSI possui uma absorção máxima em 700 nm; a clorofila do centro de reação do PSII tem sua absorção máxima em 680 nm.
- O centro de reação PSII é um complexo pigmento proteico composto por múltiplas subunidades (**Figuras 7.22, 7.23**).
- Íons manganês são necessários para oxidar a água.
- Duas plastoquinonas hidrofóbicas aceitam elétrons do PSII (**Figuras 7.20, 7.24**).
- Os prótons são translocados para o lume do tilacoide quando os elétrons passam pelo complexo citocromo b_6f (**Figuras 7.20, 7.25**).
- Plastoquinona e plastocianina transportam elétrons entre o PSII e o PSI (**Figura 7.26**).
- $NADP^+$ é reduzido pelo centro de reação do PSI utilizando três centros Fe-S e ferredoxina como carregadores de elétrons (**Figura 7.27**).
- O fluxo cíclico de elétrons produz ATP por bombeamento de prótons, mas não produz NADPH.
- Herbicidas podem bloquear o fluxo fotossintético de elétrons (**Figura 7.28**).

O transporte de prótons e a síntese de ATP no cloroplasto

- A transferência *in vitro* de tilacoides de cloroplastos equilibrados em pH 4 para um tampão de pH 8 resultou na formação de ATP a partir de ADP e P_i, dando suporte à hipótese quimiosmótica (**Figura 7.29**).
- Os prótons movimentam-se por meio um gradiente eletroquímico (força motriz de prótons), passando por uma ATP-sintase e formando ATP (**Figura 7.30**).
- Durante a catálise, a porção CF_o da ATP-sintase gira como um motor em miniatura.
- A translocação de prótons nos cloroplastos, das mitocôndrias e das bactérias purpúreas mostra similaridades significativas (**Figura 7.31**).

Reparo e regulação da maquinaria fotossintética

- A proteção e o reparo do dano causado pela luz consistem em *quenching* e dissipação de calor, neutralização de produtos tóxicos e reparo por síntese do PSII (**Figura 7.32**).
- As xantofilas (carotenoides) participam no *quenching* não fotoquímico (**Figura 7.33**).
- A fosforilação do LHCII mediada por uma quinase causa sua migração para os tilacoides empilhados e a distribuição de energia para o PSI. Após desfosforilação, o LHCII migra para os tilacoides não empilhados e distribui mais energia para o PSII.

202 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo Genética, montagem e evolução dos sistemas fotossintéticos e Os cloroplastos possuem seus próprios DNA, mRNA e sistema de síntese de proteínas. Eles importam a maioria das proteínas para dentro dos cloroplastos. Essas proteínas são codificadas por genes nucleares e sintetizadas no citosol. e Os cloroplastos apresentam um padrão de herança materna, não mendeliana. * A biossíntese da clorofila pode ser dividida em quatro fases (Figura 7.34). e O cloroplasto é descendente de uma relação simbiótica entre uma cianobactéria e uma única célula eucariótica não fotossintetizante. MATERIAL DA INTERNET Tópico 7.1 Princípios de espectrofotometria A espectroscopia é uma técnica essencial para o estudo das reações luminosas. Tópico 7.2 A distribuição das clorofilas e outros pigmentos fotossintéticos O conteúdo de clorofilas e de outros pigmentos fotossintetizantes varia entre os reinos. Tópico 7.3 Produtividade quântica A produtividade quântica mede o quão eficientemente a luz impulsiona os processos fotobiológicos. Tópico 7.4 Efeitos antagônicos da luz na oxidação dos citocromos Os fotossistemas | e Il foram descobertos por alguns experimentos engenhosos. Tópico 7.5 Estrutura de dois centros de reação de bactérias Estudos de difração de raios X esclareceram a estrutura atômica do centro de reação do PSII. Tópico 7.6 Potenciais médios e reações redox A medição dos potenciais médios é útil para a análise do fluxo de elétrons através do PSII. * Tópico 7.7 Liberação de oxigênio O mecanismo dos estados S é um modelo valioso para a decomposião da água no PSIL. e Tópico 7.8 Fotossistema | O centro de reação PSI é um complexo multiproteico. e Tópico 7.9 ATP-sintase A ATP-sintase funciona como um motor molecular. * Tópico 7.10 Modo de ação de alguns herbicidas Alguns herbicidas matam as plantas pelo bloqueio do fluxo de elétrons da fotossíntese. * Tópico 7.11 Biossíntese da clorofila Clorofilas e heme partilham as etapas iniciais de suas rotas biossintéticas. e Ensaio 7.1 Uma nova visão da estrutura dos cloroplastos Estrômulos estendem o alcance dos cloroplastos. Leituras sugeridas Blankenship, R. E. (2014) Molecular Mechanisms of Photosynthesis 2nd Ed., Wiley-Blackwell, Oxford, UK. Blankenship, R. E., Madigan, M. T. and Bauer, C. E,, eds. (1995) Anoxygenic Photosynthetic Bacteria (Advances in Photosynthesis, vol. 2). Kluwer, Dordrecht, Netherlands. Cramer, W. A., and Knaff, D. B. (1990) Energy Transduction in Biological

Membranes: A Textbook of Bioenergetics. Springer, New York. Frank, H. A, Young, A.J., Britton, G., and Cogdell, R. J. (1999) The Photochemistry of Carotenoids, (Advances in Photosynthesis, vol. 8). Kluwer, Dordrecht, Netherlands. Hohmann-Marriott, M. F. and Blankenship, R. E. (2011) Evolution of photosynthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 62: 515548. Ke, B. (2001) Photosynthesis Photobiochemistry and Photobiophysics (Advances in Photosynthesis, vol. 10). Kluwer, Dordrecht, Netherlands. Nicholls, D. G., and Ferguson, S.J. (2013) Bioenergetics, 4th ed. Academic Press, San Diego. Ort, D.R, and Yocum, €C. F, eds. (1996) Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions (Advances in Photosynthesis, vol. 4). Kluwer, Dordrecht, Netherlands. Scheer, H. (1991) Chlorophylis. CRC Press, Boca Raton, FL. Walker, D. (1992) Energy, Plants and Man, 2nd ed. Oxygraphics, Brighton, East Sussex, England. Zhu, X.-G. Long, S. P. and Ort, D. R. (2010) Improving photosynthetic efficiency for greater yield. Ann. Rev. Plant Biol. 61: 235-261.

Genética, montagem e evolução dos sistemas fotossintéticos

- Os cloroplastos possuem seus próprios DNA, mRNA e sistema de síntese de proteínas. Eles importam a maioria das proteínas para dentro dos cloroplastos. Essas proteínas são codificadas por genes nucleares e sintetizadas no citosol.
- Os cloroplastos apresentam um padrão de herança materna, não mendeliana.
- A biossíntese da clorofila pode ser dividida em quatro fases (**Figura 7.34**).
- O cloroplasto é descendente de uma relação simbiótica entre uma cianobactéria e uma única célula eucariótica não fotossintetizante.

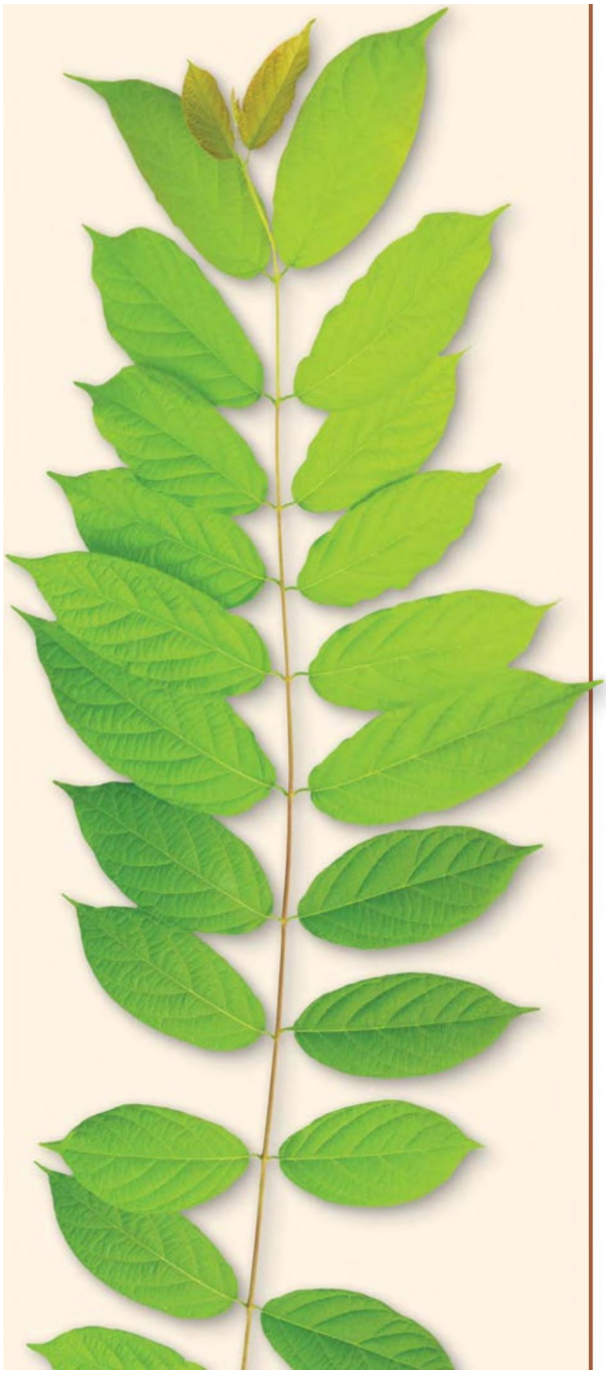
MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 7.1 **Princípios de espectrofotometria** A espectroscopia é uma técnica essencial para o estudo das reações luminosas.
- Tópico 7.2 **A distribuição das clorofilas e outros pigmentos fotossintéticos** O conteúdo de clorofilas e de outros pigmentos fotossintetizantes varia entre os reinos.
- Tópico 7.3 **Produtividade quântica** A produtividade quântica mede o quão eficientemente a luz impulsiona os processos fotobiológicos.
- Tópico 7.4 **Efeitos antagônicos da luz na oxidação dos citocromos** Os fotossistemas I e II foram descobertos por alguns experimentos engenhosos.
- Tópico 7.5 **Estrutura de dois centros de reação de bactérias** Estudos de difração de raios X esclareceram a estrutura atômica do centro de reação do PSII.
- Tópico 7.6 **Potenciais médios e reações redox** A medição dos potenciais médios é útil para a análise do fluxo de elétrons através do PSII.
- Tópico 7.7 **Liberação de oxigênio** O mecanismo dos estados S é um modelo valioso para a decomposição da água no PSII.
- Tópico 7.8 **Fotossistema I** O centro de reação PSI é um complexo multiproteico.
- Tópico 7.9 **ATP-sintase** A ATP-sintase funciona como um motor molecular.
- Tópico 7.10 **Modo de ação de alguns herbicidas** Alguns herbicidas matam as plantas pelo bloqueio do fluxo de elétrons da fotossíntese.
- Tópico 7.11 **Biossíntese da clorofila** Clorofilas e heme partilham as etapas iniciais de suas rotas biossintéticas.

- Ensaio 7.1 **Uma nova visão da estrutura dos cloroplastos** Estrômulos estendem o alcance dos cloroplastos.

Fotossintese: Reações de Carboxilação o Capítulo 5, foram examinadas as necessidades das plantas em relação a nutrientes minerais e luz para poderem crescer e completar seu ciclo de vida. Uma vez que a quantidade de matéria em nosso planeta permanece constante, a transformação e a circulação de moléculas pela biosfera demandam um fluxo contínuo de energia. De outra forma, a entropia aumentaria e o fluxo de matéria, em última análise, pararia. A principal fonte de energia para a sustentação da vida na biosfera é a energia solar que atinge a superfície da Terra. Os organismos fotossintetizantes capturam cerca de 3 x 10º! Joules por ano de energia da luz solar e a utilizam para a fixação de aproximadamente 2 x 10"! toneladas de carbono por ano. Há mais de 1 bilhão de anos, células heterotróficas dependentes de moléculas orgânicas produzidas abioticamente adquiriram a capacidade de converter a luz solar em energia química, mediante endossimbiose primária com uma cianobactéria ancestral. Comparações recentes das sequências de aminoácidos de proteínas de plastídios, cianobactérias e eucariotos permitiram agrupar a progênie desse evento antigo sob a denominação de Archaeplastidae, que engloba três linhagens principais: Chloroplastidae (Viridiplantae: algas verdes, plantas terrestres), Rhodophyceae (algas vermelhas) e Glaucophytae (algas unicelulares contendo plastídios semelhantes a cianobactérias, chamadas de cianelas). A integração genética da cianobactéria com seu hospedeiro reduziu algumas funções pela perda de genes e estabeleceu um mecanismo complexo nas membranas externa e interna para direcionar (1) proteínas codificadas pelo núcleo para o endossimbionte e (2) proteínas codificadas pelo plastídio para o hospedeiro. Os eventos endossimbióticos implicaram o ganho de novas rotas metabólicas. O endossimbionte ancestral transmitiu a capacidade não apenas de realizar a fotossíntese oxigênica, mas também de sintetizar novos compostos, assim como amido. No Capítulo 7, mostrou-se como a energia, associada à oxidação fotoquímica da água a oxigênio molecular nas membranas do tilacoide, gera ATP, ferredoxina reduzida e NADPH. Subsequentemente, os produtos das reações luminosas, ATP e NADPH, fluem do tilacoide para a fase fluida circundante (estroma) e impulsionam a redução, catalisada por enzimas, do CO, atmosférico a carboidratos e outros componentes celulares (Figura

8.1). Por muito tempo, considerou-se que essas últimas reações do estroma eram independentes da luz e, por isso, foram referidas como reações



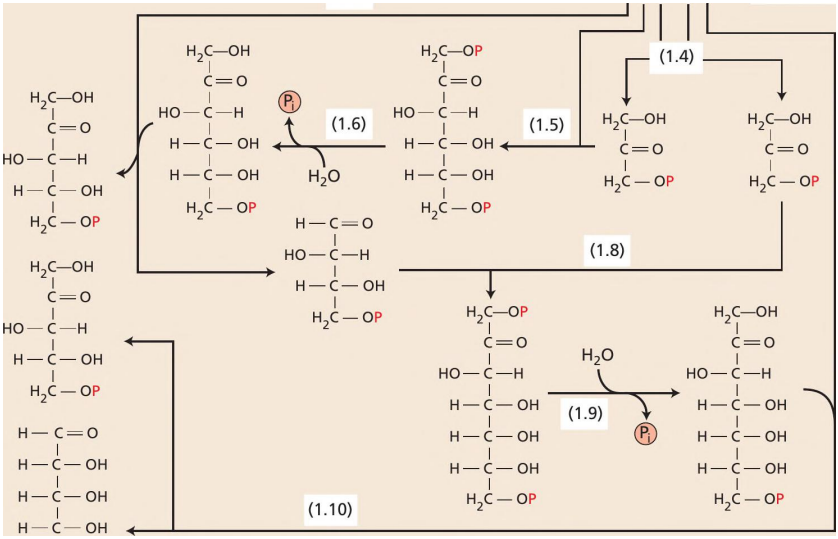
 Reações luminosas Figura 8.1 Reações luminosas e de carboxilação da fotossíntese em cloroplastos de plantas terrestres. Nas membranas dos tilacoides, a excitação da clorofila no sistema de transporte de elétrons (fotossistema II [PSII] + fotossistema | [PSI]) pela luz induz a formaescuras (dark reactions). Entretanto, essas reações localizadas no estroma são mais precisamente denominadas reações de carboxilação da fotossíntese, porque os produtos dos processos fotoquímicos não apenas fornecem os substratos para as enzimas, mas também controlam a taxa catalítica. No início deste capítulo, é analisado o ciclo metabólico que incorpora o CO, atmosférico em compostos orgãnicos apropriados para a vida: o ciclo de Calvin-Benson. Na sequência, é considerado como o inevitável fenômeno da fotorrespiração libera parte do CO, assimilado. Como uma reação paralela com oxigênio molecular diminui a eficiência de assimilação fotossintética de CO,, são também examinados os mecanismos bioquímicos para mitigar a perda de CO,: bombas de CO, (ver Tópico 8.1 na internet), metabolismo C, e metabolismo ácido das crassuláceas (CAM, crassulacean acid metabolism). Por fim, é considerada a formação dos dois principais produtos da fixação fotossintética de CO,: amido, o polissacarídeo de reserva que se acumula transitoriamente em cloroplastos, e sacarose, o dissacarídeo que é exportado a partir das folhas para os órgãos de armazenamento e em desenvolvimento da planta. O ciclo de Calvin-Benson Um requisito para a manutenção da vida na biosfera é a fixação de CO, da atmosfera em esqueletos de compostos orgânicos que são compatíveis com as necessidades da célula. Essas transformações endergônicas são movidas pela energia proveniente de fontes físicas e químicas. A rota autotrófica de fixação do CO, predominante é o ciclo de Calvin-Benson, encontrado em muitos procariotos e em todos os eucariotos fotossintetizantes, das algas mais (ADD + CLOROPLASTO CICLO DE CALVIN-BENSON CO, + H50 «ano MPs Reações de carboxilação (estrom ção de ATP e NADPH (ver Capítulo 7). No estroma, tanto o ATP como o NADPH são consumidos pelo ciclo de Calvin-Benson, em uma série de reações catalisadas por enzimas que reduzem o CO, atmosférico a carboidratos (trioses fosfato). primitivas até a angiospermas mais avançadas. Essa rota diminui o estado de oxidação do carbono a partir do valor mais elevado, encontrado no

CO, (+4), para níveis encontrados em açúcares (p. ex., +2 em grupos ceto -CO-; O em alcoóis secundários -CHOH5). Em vista de sua notável capacidade de diminuir o estado de oxidação de carbono, o ciclo de Calvin-Benson é também apropriadamente chamado de ciclo redutor das pentoses e de ciclo de redução de carbono fotossintético. Nesta seção, é examinado como o CO, é fixado pelo ciclo de Calvin-Benson por meio do uso do ATP e do NADPH gerados pelas reações luminosas (ver Figura 8.1) e como o ciclo é regulado. O ciclo de Calvin-Benson tem três fases: carboxilação, redução e regeneração Na década de 1950, uma série de experimentos criativos realizados por M. Calvin, A. Benson, J. A. Bassham e seus colegas forneceu evidências convincentes para o ciclo de Calvin-Benson (ver Tópico 8.2 na internet). O ciclo de Calvin-Benson acontece em três fases altamente coordenadas no cloroplasto (Figura 8.2): 1. Carboxilação da molécula aceptora de CO,. A primeira etapa enzimática executada no ciclo é a reação de CO, e água com uma molécula aceptora de cinco átomos de carbono (ribulose-1,5-bifosfato), gerando duas moléculas de um intermediário de três carbonos (3-fosfoglicerato). 2. Redução do 3-fosfoglicerato. O 3-fosfoglicerato é convertido em carboidratos de 3 carbonos (trioses fosfato) por reações enzimáticas acionados por ATP e NADPH gerados fotoquimicamente. 3. Regeneração do aceptor de CO,, ribulose-1,5-bifosfato. O ciclo é finalizado pela regeneração da ribulose-1,5

Ribulose-1,5-bifosfato CO, + HO Carboxilação 3-fosfoglicerato Trioses fosfato (gliceraldeído-3-fosfato) + Di-hidroxiacetona fosfato ii O INADP* ai Amido (cloroplastos) Sacarose (citosol) Sacarose (floema)—» Crescimento, polissacarídeos de reserva Figura 8.2 O ciclo de Calvin-Benson opera em três fases: (1) carboxilação, em que o carbono atmosférico (CO,) é covalentemente ligado a um esqueleto de carbono; (2) redução, que forma um carboidrato (triose fosfato) às custas do ATP formado fotoquimicamente e de agentes redutores na forma de NADPH, e (3) regeneração, que reconstitui a ribulose-1,5-bifosfato aceptora do CO,. Em situação de equilíbrio, a entrada de CO, iguala-se à saída de trioses fosfato. Essas últimas servem como precursores da biossíntese do amido no cloroplasto ou fluem para o citosol, para a biossíntese de sacarose e outras reações metabólicas. A sacarose é carregada na seiva do floema e utilizada para crescimento ou biossíntese de polissacarídeos em outras partes da planta. -bifosfato por uma série de dez reações catalisadas por enzimas, uma das quais necessita de ATP. A saída de carbono na forma de trioses fosfato equilibra a entrada de carbono fornecido pelo CO, atmosférico. As trioses fosfato geradas pelo ciclo de Calvin-Benson são convertidas em amido no cloroplasto ou exportadas para o citosol para a formação de sacarose. A sacarose é transportada no floema para órgãos heterotróficos da planta para sustentar o crescimento e a síntese de produtos de reserva. TABELA 8.1 Reações do ciclo de Calvin-Benson Enzima 1. Ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase/oxigenase (rubisco) Reação Ribulose-1,5-bifosfato + CO, + H,0 > 2 3-fosfoglicerato 2. 3-fosfoglicerato quinase 3. NADP-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase 4. Triose fosfato isomerase 5. Aldolase 6. Frutose-1,6-bifosfatase 7. Transcetolase 8. Aldolase 9. Sedo-heptulose-1,7-bifosfatase 10. Transcetolase Ya. Ribulose-5-fosfato-epimerase 11b. Ribose-5-fosfato-isomerase 12. Fosforribuloquinase (ribulose-5-fosfato-quinase) Nota: P, simboliza fosfato inorgânico. 3-fosfoglicerato + ATP — 1,3-bifosfoglicerato + ADP 1,3-Bifosfoglicerato + NADPH + H* > gliceraldeído-3-fosfato + NADP* + P, Gliceraldeído-3-fosfato — di-hidroxiacetona fosfato Gliceraldeído-3-fosfato + di-hidroxiacetona fosfato — frutose-1,6bifosfato Frutose-1,6-bifosfato + H,O — frutose-6-fosfato + P; Frutose-6-fosfato + gliceraldeído-3-fosfato — eritrose-4-

fosfato + xilulose5-fosfato Eritrose-4-fosfato + di-hidroxiacetona fosfato — Sedo-heptulose-1,7bifosfato Sedo-heptulose-1,7-bifosfato + H,O — sedo-heptulose-7-fosfato + P, Sedo-heptulose-7-fosfato + gliceraldeído-3-fosfato — ribose-5-fosfato + xilulose-5-fosfato Xilulose-5-fosfato — ribulose-5-fosfato Ribose-5-fosfato — ribulose-5-fosfato Ribulose-5-fosfato + ATP — ribulose-1,5-bifosfato + ADP + H*

206 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo A fixação do CO, via carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato e redução do produto 3-fosfoglicerato gera trioses fosfato Na etapa de carboxilação do ciclo de Calvin-Benson, uma molécula de CO, e uma molécula de H,O reagem com uma molécula de ribulose-1,5-bifosfato para produzir duas moléculas de 3-fosfoglicerato (Figura 8.3 e Tabela 8.1, reação 1). Essa reação é catalisada pela enzima do cloroplasto ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase/oxigenase, referida como rubisco (ver Tópico 8.3 na internet). Na primeira reação parcial, um Hº é removido do carbono 3 dan; C = 0 3CO, co,H 3/H—C— OH | | 6|H —C— OH H—C— OH (1.1) | | 3HO H;C—OP H;C—oP E | Fase de carboxilação Es = 0 | 3/|H—C— OH | H—C— OH | | HC—or | 8») (1.12) H;C—OH c = 0 H—C— OH H—C— OH us H;/C— OP RSRS TA (1.115) E = (= > Ho = CAi H—C— OH H;C— OP H;C—OH C = (0) H—C—O (1.11b) H—C—0H 4—— | H;C— OP H;C— OP Fase de regeneração ZoATpE GADO o ce odne 6) [H-c-o | (1.2) Figura 8.3 Ciclo de Calvin-Benson. A carboxilação de três moléculas de ribulose-1,5-bifosfato produz seis moléculas de 3-fosfoglicerato (fase de carboxilação). Após a fosforilação do grupo carboxila, o 1,3-bifosfoglicerato é reduzido a seis moléculas de gliceraldeído-3-fosfato com a liberação concomitante de seis moléculas de fosfato inorgânico (fase de redução). Desse total de seis moléculas de gliceraldeído-3-fosfato, uma representa a assimilação líquida das três moléculas de CO,, enquanto as outras cinco passam por uma série de reações que, ao final, regeneram as três moléculas de ribulose-1,5-bifosfato iniciais (fase de regeneração). Ver Tabela 8.1 para uma descrição de cada uma das reações numeradas. H—C— OH 6| H—C— OH (1.3) | HoC— OP H2C— OP Fase de redução [n = = (6 = = 10) [nl A6 = = (0) | | 5) [= [€ = = (eJal |a9] [il — € 0] | | H,C— OP bis = (0)p (1.7) Ls, 2 2 P = Po; E) = fosfato inorgânico


(1.4)
(1.5)
(1.6)
(1.8)
(1.9)
(1.10)
H_2O
H_2O
P_i
P_i

da ribulose-1,5-bifosfato (Figura 8.4). A adição de CO, ao enediol intermediário instável, ligado à rubisco, impulsiona a segunda reação parcial para a formação irreversível do 2-carbóxi-3-cetoarabinitol-1,5-bifosfato, cuja hidratação produz duas moléculas de 3-fosfoglicerato. Na fase de redução do ciclo de Calvin-Benson, duas reações sucessivas reduzem o carbono do 3-fosfoglicerato produzido pela fase de carboxilação (ver Figura 8.3 e Tabela 8.1, reações 2 e 3): 1. Em primeiro lugar, o ATP formado pelas reações de luz fosforila o 3-fosfoglicerato no grupo carboxila, produzindo um 1,3-bifosfoglicerato misto anidrido, em uma reação catalisada pela 3-fosfoglicerato quinase. 2. Em seguida, NADPH, também gerado pelas reações de luz, reduz o 1,3-bifosfoglicerato a gliceraldeído-3-fosfato, em uma reação catalisada pela enzima de 207 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação cloroplasto NADP-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase. A operação de três fases de carboxilação e redução produz seis moléculas de gliceraldeído-3-fosfato (6 moléculas x 3 carbonos/molécula = 18 carbonos no total) quando três moléculas de ribulose-1,5-bifosfato (3 moléculas x 5 carbonos/molécula = 15 carbonos no total) reagem com três moléculas de CO, (3 carbonos no total) e as seis moléculas de 3-fosfoglicerato são reduzidas (ver Figura 8.3). A regeneração da ribulose-1,5-bifosfato assegura a assimilação contínua do CO, Na fase de regeneração, o ciclo de Calvin-Benson facilita a absorção contínua do CO, atmosférico pelo restabelecimento do aceptor de CO, ribulose-1,5-bifosfato. Para esse fim, três moléculas de ribulose-1,5-bifosfato (3 moléculas Isomerização Condensação Hidratação/ E do ceto-enol protonação nt —OP —> Fotorrespiração COOH H 2-fosfoglicolato H— C—OP HO= €C 00" ocu c=o HO dc | — Fotossíntese H— C—OH H—C— oP | H H H= COP H ES (=p RR Gu o) H 3-fosfoglicerato E = 2-hidroperóxi-3(e =(0) c—o j ' 8; -cetoarabinitol- H H— COM —0OH “bi Ss 1,5-bifosfato H-c—op] H—C—OH fa H —C—oH | — Fotossintese E cer H HO—C —cooH H—C—OP H —C—oP | H— C —oP H H H á HO— C—c0o0o” 3-fosfoglicerato Ribulose-1,5-Enediol bm -bifosfato = H,0 cooH H— C—OoH | H—C—OH : H— C—OP | —» Fotossintese H—C—oP H | H 2-carbóxi-33-fosfoglicerato -cetoarabinitol-1,5-bifosfato Figura 8.4 Carboxilação e oxigenação da ribulose-1,5-bifosfato catalisadas pela rubisco. A ligação da ribulose-1,5-bifosfato à rubisco facilita a formação de um

enediol intermediário ligado à enzima que pode ser atacado pelo CO_2 ou pelo O_2 no carbono 2. Com CO_2, o produto é um intermediário de seis carbonos (2-carboxil-3-cetoarabinitol-1,5-bifosfato); com O_2, o produto é um intermediário reativo de cinco carbonos (2-hidroperóxi-3-cetoarabinitol-1,5-bifosfato). A hidratação desses intermediários no carbono 3 desencadeia a clivagem da ligação carbono-carbono entre os carbonos 2 e 3, produzindo duas moléculas de 3-fosfoglicerato (atividade de carboxilase) ou uma molécula de 2-fosfoglicolato e uma molécula de 3-fosfoglicerato (atividade de oxigenase). O importante efeito fisiológico da atividade de oxigenase é descrito na seção O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono.

 x 5 carbonos/ molécula = 15 carbonos no total) são formadas por reações que reposicionam os carbonos de cinco moléculas de gliceraldeído-3-fosfato (5 moléculas x 3 carbonos/molécula = 15 carbonos) (ver Figura 8.3). A sexta molécula de gliceraldeído-3-fosfato (1 molécula x 3 carbonos/molécula = 3 carbonos no total) representa a assimilação líquida de três moléculas de CO, e fica disponível para o metabolismo do carbono da planta. A reorganização das outras cinco moléculas de gliceraldeído-3-fosfato para produzir três moléculas de ribulose-1,5-bifosfato ocorre por meio das reações 4 a 12 na Tabela 8.1 e na Figura 8.3: * Duas moléculas de gliceraldeído-3-fosfato são convertidas em di-hidroxiacetona fosfato na reação catalisada pela triose fosfato isomerase (ver Tabela 8.1, reação 4). O gliceraldeído-3-fosfato e a di-hidroxiacetona fosfato são chamados coletivamente de trioses fosfato. * Uma molécula de di-hidroxiacetona fosfato passa por uma condensação aldólica com uma terceira molécula de gliceraldeído-3-fosfato, uma reação catalisada pela aldolase, gerando frutose-1,6-bifosfato (ver Tabela 8.1, reação 5). e A frutose-1,6-bifosfato é hidrolisada a frutose-6-fosfato em uma reação catalisada por uma frutose-1,6-bifosfatase específica do cloroplasto (ver Tabela 8.1, reação 6). e Uma unidade de 2 carbonos da molécula de frutose-6-fosfato (carbonos 1 e 2) é transferida, via enzima transcetolase, para uma quarta molécula de gliceraldeído-3-fosfato, para formar xilulose-5-fosfato. Os outros quatro carbonos da molécula de frutose-6-fosfato (carbonos 3, 4, 5 e 6) formam eritrose-4-fosfato (ver Tabela 8.1, reação 7). e A eritrose-4-fosfato combina-se, então, via aldolase, com a molécula remanescente de di-hidroxiacetona fosfato, produzindo o açúcar de sete carbonos sedo-heptulose-1,7-bifosfato (ver Tabela 8.1, reação 8). * A sedo-heptulose-1,7-bifosfato é, então, hidrolisada a sedo-heptulose-7-fosfato, por uma sedo-heptulose-1,7-bifosfatase específica do cloroplasto (ver Tabela 8.1, reação 9). * Asedo-heptulose-7-fosfato doa uma unidade de dois carbonos (carbonos 1 e 2) para a quinta (e última) molécula de gliceraldeído-3-fosfato, via transcetolase, produzindo xilulose-5-fosfato. Os cinco carbonos restantes (carbonos 3-7) da molécula de sedo-heptulose-7-fosfato tornam-se ribose-5-fosfato (ver Tabela 8.1, reação 10). e As duas moléculas de xilulose-5-fosfato são convertidas em duas moléculas de ribulose-5-fosfato por uma ribulose-5-fosfato-epimerase (ver

Tabela 8.1, reação 11a), enquanto uma terceira molécula de ribulose-5-fosfato é formada a partir da ribose-5-fosfato pela ribose-5-fosfato-isomerase (ver Tabela 8.1, reação 11b). * Finalmente, a fosforribuloquinase (também chamada de ribulose-5-fosfato quinase) catalisa a fosforilação de três moléculas de ribulose-5-fosfato com ATP, regenerando, assim, as três moléculas de ribulose-1,5-bifosfato necessárias para reiniciar o ciclo (ver Tabela 8.1, reação 12). Em resumo, trioses fosfato são formadas nas fases de carboxilação e de redução do ciclo de Calvin-Benson usando energia (ATP) e equivalentes redutores (NADPH) gerados pelos fotossistemas iluminados das membranas dos tilacoides dos cloroplastos: 3 CO, + 3 ribulose-1,5-bifosfato + 3 H,O + 6 NADPH + 6H' + 6 ATP V 6 trioses fosfato + 6 NADP' + 6 ADP + 6P, Dessas seis trioses fosfato, cinco são usadas na fase de regeneração, que restaura o aceptor de CO, (ribulose-1,5-bifosfato) para o funcionamento contínuo do ciclo de Calvin-Benson: 5 trioses fosfato + 3 ATP + 2 H,O y 3 ribulose-1,5-bifosfato + 3 ADP + 2 P, A sexta triose fosfato representa a síntese líquida de um composto orgânico a partir de CO,, que é utilizado como um constituinte estrutural para o carbono armazenado ou para outros processos metabólicos. Assim, a fixação de três CO, em uma triose fosfato usa 6 NADPH e 9 ATP: 3CO, + 5 H,O + 6 NADPH + 9 ATP b Gliceraldeído-3-fosfato + 6 NADP* + 9 ADP + 8P, O ciclo de Calvin-Benson utiliza duas moléculas de NADPH e três moléculas de ATP para assimilar uma única molécula de CO,. Um período de indução antecede o estado de equilíbrio da assimilação fotossintética do CO, No escuro, tanto a atividade das enzimas fotossintéticas quanto a concentração dos intermediários do ciclo de Calvin-Benson são baixas. Por isso, as enzimas do ciclo de Calvin-Benson e a maior parte das trioses fosfato estão encarregadas de restaurar as concentrações adequadas dos intermediários metabólicos quando as folhas recebem luz. A taxa de fixação de CO, aumenta com o tempo, nos primeiros minutos após o início da iluminação — um intervalo chamado de período de indução. A aceleração da taxa de fotossíntese é devida tanto à ativação de enzimas pela luz (discutida mais tarde neste capítulo) quanto a um aumento na concentração dos intermediários do ciclo de Calvin-Benson. Em suma, as seis trioses fosfato formadas nas fases de carboxilação e redução do ciclo de Calvin-Benson durante o período de indução são usadas principalmente para a regeneração do aceptor de CO,, a ribulose-1,5-bifosfato. Quando a

fotossíntese atinge um estado estacionário, cinco das seis trioses fosfato formadas contribuem para a regeneração do aceptor de CO, ribulose-1,5-bifosfato, en

quanto uma sexta triose fosfato é utilizada no cloroplasto para a formação do amido e no citosol para a síntese de sacarose e outros processos metabólicos (ver Figura 8.2). Para uma análise mais detalhada da eficiência do uso da energia no ciclo de Calvin-Benson, ver Tópico 8.4 na internet. Muitos mecanismos regulam o ciclo de Calvin-Benson O uso eficiente da energia no ciclo de Calvin-Benson requer a existência de mecanismos reguladores específicos que garantem não só que todos os intermediários do ciclo estejam presentes em concentrações adequadas, na luz, mas também que o ciclo esteja desligado no escuro. Para produzir os metabólitos necessários em resposta a estímulos ambientais, os cloroplastos atingem as taxas apropriadas de transformações bioquímicas mediante alteração dos níveis de enzimas (ymoles de enzima/cloroplastos) e atividade catalítica (moles de substrato convertido/minuto/pmol de enzima). A expressão gênica e a biossíntese de proteínas determinam as concentrações de enzimas em compartimentos celulares. As quantidades de enzimas presentes no estroma do cloroplasto são reguladas pela expressão conjunta dos genomas nucleares e dos cloroplastos. Enzimas codificadas no núcleo são traduzidas nos ribossomos 8058 no citosol e subsequentemente transportadas para o plastídio. Proteínas codificadas no plastídio são traduzidas no estroma em ribossomos 70S semelhantes a procarióticos. A luz modula a expressão das enzimas do estroma codificadas pelo genoma nuclear via fotorreceptores específicos (p. ex., fitocromo e receptores de luz azul). Entretanto, a expressão dos genes nucleares necessita ser sincronizada com a expressão de outros componentes do aparato fotossintético na organela. A maior parte da sinalização reguladora entre o núcleo e os plastídios é anterógrada, isto é, os produtos dos genes nucleares controlam a transcrição e a tradução dos genes dos plastídios. Esse é o caso, por exemplo, na montagem da rubisco estromal a partir de oito subunidades pequenas codificadas no núcleo (5, de small) e oito subunidades grandes codificadas no plastídio (L, de large). Contudo, em alguns casos (p. ex, a síntese das proteínas associadas às clorofilas), a regulação pode ser retrógrada — isto é, o sinal flui do plastídio para o núcleo. Ao contrário das alterações lentas nas taxas catalíticas causadas por variações na concentração de enzimas, modificações na pós-tradução alteram rapidamente a atividade específica das enzimas

dos cloroplastos (moles de substrato convertido/minuto/mol de enzima). Dois mecanismos gerais realizam a modificação, mediada por luz das propriedades cinéticas das enzimas do estroma: 1. Mudança em ligações covalentes que resultam em uma enzima modificada quimicamente, como a carbamilação de grupos amino [Enz-NH, + CO, 209 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação < > Enz-NH-CO; + H'] ou a redução das ligações dissulfeto [Enz-(S), + Prot-(SH), « > Enz-(SH), 4 Prot-(S),). 2. Modificação de interações não covalentes causadas por alterações (1) na composição iônica do meio celular (p. ex, pH, Mg??), (2) na ligação de efetores da enzima, (3) na estreita associação com proteínas reguladoras em complexos supramoleculares, ou (4) na interação com as membranas dos tilacoides. Em uma discussão mais aprofundada da regulação, são examinados os mecanismos dependentes de luz que regulam a atividade específica de cinco enzimas cruciais dentro de minutos da transição luz-escuro: º Rubisco e Frutose-1,6-bifosfatase * Sedo-heptulose-1,7-bifosfatase e Fosforribuloquinase e NADP-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase A rubisco ativase regula a atividade catalítica da rubisco A maioria das formas de vida na biosfera depende de organismos fotossintetizantes que capturam carbono inorgãnico do meio ambiente pelo ciclo de Calvin-Benson. Isso entendido, o número máximo de moléculas de CO, que a rubisco converte em produtos por sítio catalítico (taxa de reciclagem) é extremamente baixo (1-12 CO, fixados/s). George Lorimer e colaboradores descobriram que a rubisco deve ser ativada antes de atuar como um catalisador. Modificações químicas, mutagênese sítio-direcionada, cálculos de dinâmica molecular e estruturas cristalinas de alta resolução mostraram que a molécula de CO, desempenha um papel duplo na atividade da rubisco: o CO, transforma a enzima de uma forma inativa para uma forma ativa (ativação) e é também o substrato para a reação de carboxilação (catálise). As atividades catalíticas da rubisco — carboxilação e oxigenação — requerem a formação de um lisil-carbamato (rubisco-NH,-CO,) por uma molécula de CO, chamada CO, de ativação (ver “Ativação da rubisco” na Figura 8.5). A ligação subsequente de Mg? ao carbamato estabiliza a rubisco carbamilada (rubisco-NH;-CO, e Mg?) e converte a rubisco em enzima cataliticamente competente. Outra molécula de CO, — CO, substrato — pode, então, reagir com ribulose-1,5-bifosfato no sítio ativo da rubisco (ver “Ciclo catalítico” na Figura 8.5), liberando

duas moléculas de 3-fosfoglicerato (ver “Produtos” na Figura 8.5). Açúcares fosfato (como xilulose-1,5-bifosfato e o inibidor de ocorrência natural 2-carboxiarabinitol-1-fosfato) e o substrato (ribulose-1,5-bifosfato) evitam a ativação e inibem a catálise ligando-se firmemente à rubisco não carbamilada e à rubisco carbamilada, respectivamente. As plantas e as algas verdes superam essa inibição com a proteína rubisco ativase, que remove os açúcares fosfato da rubisco não carbamilada e da carbamilada, permitindo as

210 Unidadell + Bioquímica e Metabolismo Figura 8.5 OCO, atua tanto como ativador quanto como substrato na reação catalisada pela rubisco. Ativação: A reação do CO, ativador com a rubisco (E) causa a formação do adutor E-carbamato (E-NH-CO,), cuja estabilização pelo Mg?* produz o adutor E-carbamato (E-NH-CO;" e Mg?) no sítio ativo da enzima ("Ativação da rubisco", painel inferior). No estroma de cloroplastos sob iluminação, aumentos de pH (concentração mais baixa de H?) e da concentração de Mg?* facilitam a formação do complexo E-NHCO, * Mg?*, que representa a forma cataliticamente ativa da rubisco. A forte ligação dos açúcares fosfato (SugP), como ribulose-1,5-bifosfato (RuBP), ou impede a produção do adutor E-carbamato, ou bloqueia a ligação de substratos à enzima carbamilada. No ciclo mediado pela rubisco ativase ("Rubisco ativase", painel à esquerda), a hidrólise do ATP pela rubisco ativase elicita uma alteração conformacional da rubisco que reduz sua afinidade por açúcares fosfato. Catálise: Quando da formação do complexo (E-NH-CO;" e Mg?*) no sítio ativo da enzima, a rubisco combina-se com a ribulose-1,5-bifosfato e subsequentemente com o outro substrato, CO, ou O,, iniciando as atividades de carboxilase ou oxigenase, respectivamente (ver Figura 8.4) ("Ciclo catalítico", painel à direita). Produtos: Os produtos do ciclo catalítico são duas moléculas de 3-fosfoglicerato (atividade de carboxilase) ou uma molécula de 3-fosfoglicerato e uma de 2-fosfoglicolato (atividade de oxigenase). sim que a rubisco seja ativada por carbamilação e ligação do Mg?" (ver "Rubisco ativase" na Figura 8.5; ver também Tópico 8.5 na internet). A rubisco ativase requer a hidrólise de ATP para liberar os inibidores fortemente ligados. RUBISCO ATIVASE Em muitas espécies vegetais, o splicing alternativo de um pré-mRNA único produz duas rubiscos ativase idênticas que diferem apenas na extremidade carboxil: a forma longa a (46 kDa) e a forma curta À (42 kDa). A extensão C da forma longa a carrega duas cisteínas que modulam a sensibilidade da atividade ATPase à razão ATP:ADP pela troca tiol-dissulfeto. Dessa forma, a regulação da rubisco ativase está ligada à luz pelo sistema ferredoxina-tiorredoxina descrito na próxima seção. No entanto, outros componentes ainda desconhecidos podem estar envolvidos, porque a luz também estimula a atividade da rubisco em espécies que produzem naturalmente apenas a forma curta f sem as cisteínas reguladoras (p. ex. tabaco). A luz regula o ciclo de

Calvin-Benson via sistema ferredoxina-tiorredoxina A luz regula a atividade catalítica de quatro enzimas do ciclo de Calvin-Benson diretamente pelo sistema ferredoxina-tiorredoxina. Esse mecanismo utiliza ferredoxina reduzida pela cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese, em conjunto com duas proteínas do cloroplasto (ferredoxina-tiorredoxina redutase e tiorredoxina), para regular frutose-1,6-bifosfatase, sedo-heptulose-1,7-bifosfatase, fosforribuloquinase e NADP-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase (Figura 8.6). Rubisco ativase CAD amp Ciclo catalítico E-NH-CO, « Mg?*e RUBP Rubisco ativase co, 0, RuBP Produtos E-NHa "e SugP E-NH E-NH-CO; « Mg?* Mg?* E-NH-CO;" Ativação da rubisco A luz transfere elétrons da água para a ferredoxina pelo sistema de transporte de elétrons da fotossíntese (ver Capítulo 7). A ferredoxina reduzida converte a ligação dissulfeto da proteína reguladora tiorredoxina (-S—S-—) para o estado reduzido (-SH HS-—) com a enzima ferro-sulfurosa ferredoxina-tiorredoxina redutase. Subsequentemente, a tiorredoxina reduzida cliva uma ponte dissulfeto específica (cisteínas oxidadas) da enzima-alvo, formando cisteínas livres (reduzidas). A clivagem das ligações dissulfeto da enzima provoca uma alteração conformacional que aumenta a atividade catalítica (ver Figura 8.6 e Tópico 8.6 na internet). A desativação de enzimas ativadas pela tiorredoxina ocorre quando o escuro alivia a "pressão de elétrons" do transporte de elétrons da fotossíntese. No entanto, os detalhes do processo de desativação são desconhecidos. Avanços em estudos estruturais e de bioinformática levaram ao reconhecimento de que enzimas reguladas por tiorredoxina não exibem uma sequência de consenso contendo cisteína. As enzimas-alvo podem transportar as cisteínas reguladoras no núcleo do polipeptídeo (frutose-1,6-bifosfatase: —Cys155-Cys174 >), no C-terminal (gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase: —Cys349-Cys358-), ou no sítio ativo (fosforribuloquinase: —Cys16-Cys55-). Estudos de proteômica têm demonstrado que o sistema ferredoxina-tiorredoxina regula o funcionamento de enzimas em vários outros processos do cloroplasto além da fixação de carbono. A tiorredoxina também protege as proteínas contra danos causados por espécies reativas de oxigênio, como o peróxido de hidrogênio (H,0,), o ânion superóxido (0,º) e o radical hidroxila (OH).

Luz Ferredoxina-tiorredoxina redutase Ferredoxina-tiorredoxina redutase SHU SA Figura 8.6 Sistema ferredoxina-tiorredoxina. O sistema ferredoxina-tiorredoxina liga o sinal luminoso percebido pelas membranas do tilacoide à atividade das enzimas no estroma do cloroplasto. A ativação das enzimas do ciclo de Calvin-Benson inicia na luz com a redução da ferredoxina pela cadeia transportadora de elétrons (Chl) (ver Capítulo 7). A ferredoxina reduzida, junto com dois próons, é utilizada para reduzir a ligação dissulfeto cataliticamente ativa (-S-S—) da enzima ferro-sulfurosa ferredoxina- Ee redutase, que, por sua vez, reduz a dissulfeto ímpar (-S-S-—) da proeína reguladora tiorredoxina (Trx) (ver Tópico 8.6 na internet para detalhes). A forma reduzida da tiorredoxina (-SH HS>) reduz, enão, a ligação dissulfeto reguladora da enzima-alvo, desencadeando sua conversão para um estado cataliticamente ativo que catalisa a ransformação dos substratos em produtos. O escuro interrompe Movimentos iônicos dependentes da luz modulam as enzimas do ciclo de Calvin-Benson No momento em que a iluminação inicia, o efluxo de prótons do estroma para o lume dos tilacoides é acoplado à liberação do Mg” do espaço intratilacoide para o estroma. Esses fluxos de íons ativados pela luz diminuem a concentração de prótons no estroma (o pH aumenta de 7 para 8) e aumentam a concentração de Mg” de 2 para 5 mM. O aumento do pH e da concentração de Mg” mediado pela luz ativa enzimas do ciclo de Calvin-Benson que requerem Mg? para a catálise e são mais ativas em pH 8 do que em pH 7: rubisco, frutose-1,6-bifosfatase, sedo-heptulose-1,7-bifosfatase e fosforribuloquinase. As modificações da composição iônica do estroma do cloroplasto são revertidas rapidamente após escurecer. A luz controla o arranjo das enzimas do cloroplasto em complexos supramoleculares A formação de complexos supramoleculares com proteínas reguladoras também tem efeitos importantes sobre a atividade catalítica de enzimas do cloroplasto. Por exemplo, a gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase liga-se não covalentemente a fosforribuloquinase e CP12 — uma proteína de cerca de 8,5 kDa contendo quatro cisteínas conservadas capazes de formar duas pontes dissulfeto (Figura 8.7). As três proteínas formam um complexo ternário (CP12-fosforribuloquinase-gliceraldeído-3-fosfato211 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação Luz Escuro = di (inativa) pe Qu Enzima 5 q Produtos

212 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo Atividade da gliceraldeído-3-P-desidrogenase dependente de CP12 Escuro Fortemente inibida Luz Completamente ativa Atividade enzimática Ligação dissulfeto FosforribuÉ ss": loquinase —2 mo cp12 Extensão do A C-terminal AoB> INADPH] / [NADP] AzB> AgBg [Trx(SH)5] / [Trx(S),] Figura 8.7 Regulação da fosforribuloquinase e da gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase do cloroplasto. Os cloroplastos contêm duas isoformas de gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenases, denominadas A, e A,B,. A isoforma A, é um tetrâmero cataliticamente ativo. Os polipeptídeos A e B da isoforma A,B, são semelhantes, exceto que uma extensão C-terminal da subunidade B possui dois resíduos de cisteína capazes de formar uma ponte dissulfeto. Além disso, a A,B, gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase pode formar o oligômero AsB,. Sob “condições de escuro”, a interação da fosforribuloquinase oxidada com a A, gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase e a CP12 oxidada estabiliza o complexo [(A,-gliceraldeído-3Estudos recentes mostraram que o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono é um componente auxiliar da fotossíntese que não só recupera parte do carbono assimilado, mas também se conecta a outras rotas de plantas terrestres contemporâneas. Nesta seção, são apresentadas as características relevantes do ciclo fotos-fosfato-desidrogenase), º (fosforribuloquinase), e (CP12),]. Tanto a Ay-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase quanto a fosforribuloquinase são cataliticamente inativas no complexo ternário. Em “condições de luz”, a tiorredoxina reduzida corta as ligações dissulfeto da CP12 e fosforribuloguinase. A redução da fosforribuloquinase e da CP12 separa os componentes do complexo ternário liberando a fosforribuloquinase e a A,B,-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase ativas. A tiorredoxina reduzida (Trx) cliva a ligação dissulfeto na subunidade B da A,Bs-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase. A redução converte o oligômero inativo em A,B,-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase ativa. sintético oxidativo C, do carbono em plantas terrestres e cianobactérias. A seguir, é descrita a integração da fotorrespiração no metabolismo da planta e, em seguida, são mostradas as diferentes abordagens para aumentar o rendimento de biomassa das culturas pela modificação da fotorrespiração da folha.

TABELA 8.2 Reações do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono Reação? 1. 2 ribulose-1,5-bifosfato + 2 0, > 2 2-fosfoglicolato + 2 3-fosfoglicerato . 2 2-fosfoglicolato + 2 H,0 > 2 glicolato + 2 P, . 2 glicolato + 2 0, > 2 glioxilato + 2 H,0, .2H,0,52H,0 + 0, . 2 glioxilato + 2 glutamato > 2 glicina + 2 2-oxoglutarato - Glicina + NAD* + [GDC] > CO, + NH,* + NADH + [GDC-THF-CH,] 7. [GDC-THF-CH,] + glicina + H,0 > serina + [GDC] 8. Serina + 2-oxoglutarato — hidroxipiruvato + glutamato 9. Hidroxipiruvato + NADH + H* > glicerato + NAD* 10. Glicerato + ATP > 3-fosfoglicerato + ADP 11. Glutamato + NH, * + ATP > glutamina + ADP + P, 12. 2-oxoglutarato + glutamina + 2 Fd q + 2 H* > 2 glutamato + 2 Fdoxid o UE wN Enzima Rubisco Fosfoglicolato fosfatase Glicolato oxidase Catalase Glutamato:glioxilato aminotransferase Complexo glicina descarboxilase (GDC) Serina-hidroximetil transferase Serina:2-oxoglutarato aminotransferase Hidroxipiruvato redutase Glicerato quinase Glutamina sintetase Glutamato sintase dependente de ferredoxina (GOGAT) Reações líquidas do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono 2 Ribulose-1,5-bifosfato + 3 O, + H,O + Glutamato y (reações 1 a 9) Glicerato + 2 3-fosfoglicerato + NH,” + CO, + 2 P, + 2-oxoglutarato Duas reações no cloroplasto regeneram a molécula de glutamato: 2-oxoglutarato + NH," + [(2 Fdig + 2 H9, ATP] y (reações 11 e 12) Glutamato + H,0 + [(2 Fd,,g), ADP + P] e a molécula de 3-fosfoglicerato: Glicerato + ATP R) (reação 10) 3-Fosfoglicerato + ADP Assim, O consumo de três moléculas de oxigênio atmosférico no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono (dois na e a liberação de uma molécula de CO, e para atividade oxigenase da rubisco e um nas oxidações do peroxissomo) provoca * o consumo de duas moléculas de ATP e duas moléculas de equivalentes redutores (2 Fd,a + 2 Hº) e aincorporação de um esqueleto de 3 carbonos de volta no ciclo de Calvin-Benson e * a regeneração do glutamato a partir de NH,* e 2-oxoglutarato. Localizações: cloroplastos, peroxissomos e mitocôndrias. Fd: ferredoxina. A oxigenação da ribulose-1,5-bifosfato coloca em marcha o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono Em termos evolutivos, a rubisco parece ter evoluído a partir de uma enolase antiga na rota de recuperação da metionina das arqueias. Há bilhões de anos atrás, a oxigenação da ribulose-1,5-bifosfato era

insignificante em procariotos não oxigênicos devido à falta de O, e aos altos níveis de CO, na atmosfera de então. As concentrações altas de O, e os níveis baixos de CO, na atmosfera atual aumentam a atividade de oxigenase da rubisco, tornando inevitável a formação do 2-fosfoglicolato tóxico. Todas as rubiscos catalisam a incorporação de O, na ribulose-1,5-bifosfato. Mesmo homólogos de bactérias autotróficas anaeróbias

CLOROPLASTO 2 POCH, — CO— (CHOH), —CH > 0P Ribulose-1,5-bifosfato Ciclo de Calvin-Benson Es Ee 20 (2.1) 2 POCH; — CHOH — CO; 3-fosfoglicerato 3-fosfoglicerato 2 POCH;— CO 2-fosfoglicolato Glutamato H;NOC — (CH), — CADP) Ra RR con —co-MA 2 HO,C— (CH), — 2 2 (2.10) feia) CHNH, — CO" Glutamina 1 2; Glutamato NH4* HO,C— (CH5),) — 2 HOCH,;— CO Glicolato co —co, 2-oxoglutarato 2 ferredoxina reduzida HOCH, — HOCH — CO; Glicerato PEROXISSOMO Glicerato 2 glicolato HO,C— (CH)), — CHNH, — CO; HO,C— (CH;), — Oz Glutamato Co—CO, > 20, 2-oxoglutarato O (2.4) (2.3) > 2 H,0 > 2 H,0 20CH— CO; Glioxilato O = o Glutamato (20) | 2 glutamato (2.9) HOCH;, — CO — CO; Hidroxipiruvato (2.8) = 2 2-oxoglutarato o 2-oxoglutarato em, 2 H;NCH,;— COF Glicina HOCH;— H;NCH— CO; Serina 2 glicina MITOCÔNDRIA (2.6, 2.7) Serina co, NHy*

«Figura 8.8 Funcionamento do ciclo fotossintético oxidativo C,. As reações enzimáticas estão distribuídas entre três organelas: cloroplastos, peroxissomos e mitocôndrias. Nos cloroplastos, a atividade oxigenase da rubisco produz duas moléculas de 2-fosfoglicolato, que, sob a ação da fosfoglicolato fosfatase, forma duas moléculas de glicolato e duas moléculas de fosfato inorgânico. Duas moléculas de glicolato (quatro carbonos) fluem concomitantemente com uma molécula de glutamato dos cloroplastos para os peroxissomos. Nos peroxissomos, o glicolato é oxidado a glioxilato pelo O, em uma reação catalisada pela glicolato oxidase. A glutamato:glioxilato aminotransferase catalisa a conversão do glioxilato e do glutamato em glicina e 2-oxoglutarato. O aminoácido glicina flui dos peroxissomos para as mitocôndrias. Nas mitocôndrias, duas moléculas de glicina (quatro carbonos) produzem uma molécula de serina (três carbonos) com a consequente liberação de CO, (um carbono) e NH," pela ação sucessiva do complexo glicina descarboxilase e serina hidrometiltransferase. O aminoácido serina é, então, transportado de volta ao peroxissomo e transformado em glicerato (três carbonos), pela ação sucessiva da serina:2-oxoglutarato aminotransferase e da hidroxipiruvato redutase. O glicerato e o 2-oxoglutarato dos peroxissomos, e o NH,* das mitocôndrias, retornam aos cloroplastos em um processo que recupera parte do carbono (três carbonos) e todo o nitrogênio perdido na fotorrespiração. O glicerato é fosforilado a 3-fosfoglicerato e incorporado de volta ao ciclo de Calvin-Benson. O estroma do cloroplasto recupera o nitrogênio perdido no glutamato exportado utilizando o nitrogênio inorgânico (NH, e o 2-oxoglutarato para a ação sucessiva da glutamina sintetase e da glutamato sintase dependente de ferredoxina (GOGAT). Ver Tabela 8.2 para uma descrição de cada reação numerada. exibem a atividade oxigenase, demonstrando que a reação de oxigenase está intrinsecamente ligada ao sítio ativo da rubisco, e não a uma resposta adaptativa ao aparecimento de O, na biosfera. A oxigenação do isômero 2,3-enediol da ribulose-1,5-bifosfato com uma molécula de O, produz um intermediário instável, que se divide rapidamente em uma molécula de 3-fosfoglicerato e uma de 2-fosfoglicolato (ver Figura 8.4, Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 1). Nos cloroplastos de plantas terrestres, a 2-fosfoglicolato fosfatase catalisa a hidrólise rápida de

2-fosfoglicolato a glicolato (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 2). As transformações subsequentes de glicolato ocorrem nos peroxissomos e nas mitocôndrias (ver Capítulo 1). O glicolato deixa os cloroplastos por meio de um transportador específico na membrana interna do envoltório e difunde-se para os peroxissomos (ver Figura 8.8). Nos peroxissomos, a enzima glicolato oxidase catalisa a oxidação do glicolato pelo O,, produzindo H,O, e glioxilato (ver Tabela 8.2, reação 3). A catalase peroxissômica decompõe o H,O,, liberando O, e H,O (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 4). A glutamato:glioxilato aminotransferase catalisa a transaminação do glioxilato com glutamato, produzindo o aminoácido glicina (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 5). 215 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação A glicina sai dos peroxissomos e entra nas mitocôndrias, onde um complexo multienzimático de glicinadescarboxilase (GDC) e serina hidroximetiltransferase catalisa a conversão de duas moléculas de glicina e uma molécula de NAD* em uma molécula de serina cada, NADH, NH, e CO, (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reações 6 e 7). Em primeiro lugar, a GDC utiliza uma molécula de NAD* para a descarboxilação oxidativa de uma molécula de glicina, produzindo uma molécula cada de NADH, NH, e CO, e a unidade ativada de um carbono, tetra-hidrofolato de metileno (THF), ligada à GDC (GDC-THF-CH): Glicina + NAD* + GDC-THF > NADH + NH,* + CO, + GDC-THF-CH, Em seguida, a serina hidroximetiltransferase catalisa a adição da unidade de metileno a uma segunda molécula de glicina, formando serina e regenerando THF para assegurar níveis elevados de atividade da glicina descarboxilase: Glicina + GDC-THF-CH, > Serina + GDC-THF A oxidação de átomos de carbono (duas moléculas de glicina [estados de oxidação C1: +3; C2:-1] > serina [estados de oxidação C1: +3; C2: 0; C3: —1] e CO, [estado de oxidação C: +4]) conduz a redução do nucleotídeo de piridina oxidado: NAD'+H'+2 e — NADH Os produtos da reação da enzima glicina descarboxilase são metabolizados em locais diferentes em células foliares. O NADH é oxidado a NAD” nas mitocôndrias. O NH, eo CO, são exportados para os cloroplastos, onde são assimilados para formar glutamato (ver a seguir) e 3-fosfoglicerato, respectivamente. A serina recém-formada difunde-se a partir das mitocôndrias de volta aos peroxissomos para a doação de seu grupo amino a 2-oxoglutarato via transaminação catalisada pela serina:2-oxoglutarato aminotransferase, formando glutamato e

hidroxipiruvato (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 8). Em seguida, uma redutase dependente de NADH catalisa a transformação do hidroxipiruvato em glicerato (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 9). Finalmente, o glicerato reentra no cloroplasto, onde é fosforilado por ATP, produzindo 3-fosfoglicerato e ADP (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 10). Assim, a formação de 2-fosfoglicolato (via rubisco) e a fosforilação do glicerato (via glicerato quinase) ligam metabolicamente o ciclo de Calvin-Benson ao ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono. O NH, liberado na oxidação de glicina difunde-se rapidamente a partir da matriz das mitocôndrias para os cloroplastos (ver Figura 8.8). No estroma do cloroplasto, a glutamina sintetase catalisa a incorporação, dependente

Ciclo de Calvin-Benson | co, E Ribulose-1,5-bifosfato 3-fosfoglicerato o) [edooiimmoe] | 2-fosfoglicolato Glicerato co, Mitocôndria Peroxissomo de ATP, do NH,' em glutamato, produzindo glutamina, ADP e fosfato inorgânico (ver Figura 8.8 e Tabela 8.2, reação 11). Subsequentemente, a glutamina e o 2-oxoglutarato são substratos da glutamato sintase dependente de ferredoxina (GOGAT) para a produção de duas moléculas de glutamato (ver Tabela 8.2, reação 12). A reassimilação do NH, no ciclo fotorrespiratório restaura o glutamato para a ação da glutamato:glioxilato aminotransferase peroxissômica na conversão de glioxilato em glicina (ver Tabela 8.2, reação 5). Átomos de carbono, nitrogênio e oxigênio circulam pela fotorrespiração (Figura 8.9). * No ciclo do carbono, os cloroplastos transferem duas moléculas de glicolato (quatro átomos de carbono) aos peroxissomos e recuperam uma molécula de glicerato (três átomos de carbono). As mitocôndrias liberam uma molécula de CO, (um átomo de carbono). * No ciclo do nitrogênio, os cloroplastos transferem uma molécula de glutamato (um átomo de nitrogênio) e recuperam uma molécula de NH,* (um átomo de nitrogênio). * No ciclo do oxigênio, a rubisco e a glicolato oxidase catalisam a incorporação de duas moléculas de O, cada (oito átomos de oxigênio), quando duas moléculas de ribulose-1,5-bifosfato entram no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono (ver Tabela 8.2, reações 1 e 3). No entanto, a catalase libera uma molécula de O, a partir de duas moléculas de H,O, (dois átomos de oxigênio) (ver Tabela 8.2, reação 4). Assim, três moléculas Figura 8.9 Dependência do ciclo oxidativo fotossintético C, do carbono no metabolismo do cloroplasto. O fornecimento de ATP e equivalentes redutores a partir das reações da luz nas membranas tilacoides é necessário para o funcionamento do ciclo oxidativo fotossintético C, em três compartimentos: cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. O ciclo do carbono utiliza (1) NADPH e ATP para manter um nível adequado de ribulose-1,5-bifosfato no ciclo de Calvin-Benson e (2) ATP para converter o glicerato a 3-fosfoglicerato no ciclo oxidativo fotossintético C, do carbono. O ciclo do nitrogênio emprega ATP e equivalentes redutores para recuperar glutamato a partir de NH,* e 2-oxoglutarato vindo do ciclo fotorrespiratório. No peroxissomo, o ciclo do oxigênio contribui para a remoção do H,0, formado na

oxidação do glicolato pelo O». de O, (seis átomos de oxigênio) são reduzidas no ciclo fotorrespiratório. In vivo, três aspectos regulam a distribuição de metabólitos entre o ciclo de Calvin-Benson e o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono: um inerente à planta (as propriedades cinéticas da rubisco) e dois ligados ao ambiente (a concentração de CO, e O, atmosféricos e a temperatura). O fator de especificidade (0) estima a preferência da rubisco por CO, em relação ao O;: 0 = [VAK IV JK Onde Ve e V, são as velocidades máximas de carboxilação e oxigenação, respectivamente, e Kc e K, são as constantes de Michaelis-Menten para o CO, e o O,, respectivamente. O O ajusta a razão entre a velocidade de carboxilação (vc) e a velocidade de oxigenação (v,) em concentrações ambientais de CO, e O;: 0 = elo, x (0)NCO,)

O fator de especificidade (0) calcula a capacidade relativa da rubisco para carboxilação e oxigenação [vc/v,], quando a concentração de CO, em torno do sítio ativo é igual à de O, (O) (CO,) = 1]. OQ é uma constante para cada rubisco que indica a eficiência relativa com a qual o O, compete com o CO, em certa temperatura. Rubiscos de diferentes organismos exibem variações no valor de O: o O da rubisco de cianobactérias (0 - 40) é menor que o de plantas C, (O - 82-90) e de espécies C, (O — 70-82). A temperatura ambiente exerce uma influência significativa sobre o O e as concentrações de CO, e O, em torno do sítio ativo da rubisco. Ambientes mais quentes têm o efeito de: * Aumentar a atividade de oxigenase da rubisco mais do que a atividade de carboxilase. O maior aumento de Kc para o CO, do que de K, para o O, diminui o O da rubisco. e Diminuir mais a solubilidade do CO, em relação à do O,. O aumento de [0,]/[CO,] diminui a razão v/v, isto é, a atividade de oxigenase da rubisco prevalece sobre a atividade de carboxilase (ver Tópico 8.8 na internet). e Reduzir a abertura estomática para conservar água. O fechamento dos estômatos reduz a absorção de CO, atmosférico, diminuindo, assim, o CO, no sítio ativo da rubisco. Em geral, ambientes mais quentes limitam significativamente a eficiência da assimilação fotossintética do carbono, porque o aumento progressivo da temperatura inclina o equilíbrio para longe da fotossíntese (carboxilação) e em direção à fotorrespiração (oxigenação) (ver Capítulo 9). A fotorrespiração está ligada ao sistema de transporte de elétrons da fotossíntese O metabolismo do carbono na fotossíntese em folhas intactas reflete a competição, por ribulose-1,5-biofosfato, entre dois ciclos mutuamente opostos, o ciclo de Calvin-Benson e o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono. Esses ciclos estão interligados com o sistema de transporte de elétrons na fotossíntese para o fornecimento de ATP e equivalentes redutores (ferredoxina reduzida e NADPH) (ver Figura 8.9). Para reabilitar duas moléculas de 2-fosfoglicolato pela conversão em uma molécula de 3-fosfoglicerato, a fosforilação fornece uma molécula de ATP necessária para a transformação do glicerato em 3-fosfoglicerato (ver Tabela 8.2, reação 10), enquanto o consumo de NADH pela hidroxipiruvato redutase (ver Tabela 8.2, reação 9) é contrabalançado por sua produção pela glicina descarboxilase (ver Tabela 8.2, reação 6). Na fotorrespiração, o nitrogênio: * entra no

peroxissomo pela etapa de transaminação catalisada pela glutamato:glioxilato aminotransferase (dois átomos de nitrogênio) (ver Tabela 8.2, reação 5) e 217 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação e deixa o peroxissomo (1) na forma de NH," (um átomo de nitrogênio), na reação catalisada pelo complexo glicina descarboxilase/serina hidroximetiltransferase (ver Tabela 8.2, reações 6 e 7) e (2) na etapa de transaminação catalisada pela serina:2-oxoglutarato aminotransferase (um átomo de nitrogênio) (ver Tabela 8.2, reação 8). O sistema fotossintético de transporte de elétrons fornece uma molécula de ATP e duas moléculas de ferredoxina reduzida necessárias para a recuperação de uma molécula de NH, por sua incorporação em glutamato via glutamina sintetase (ver Tabela 8.2, reação 11) e glutamato sintase dependente de ferredoxina (GOGAT) (ver Tabela 8.2, reação 12). Em resumo, 2 ribulose-1,5-bifosfato + 3 O, + H,O + ATP 4 [2 ferredoxina,.y + 2 Hº + ATP] y 3 3-fosfoglicerato + CO, + 2 P, + ADP 4 [2 ferredoxina,y + ADP + P] Devido ao suprimento adicional de ATP e ao poder redutor para a operação do ciclo fotorrespiratório, a necessidade quântica para a fixação de CO, em condições de fotorrespiração (alta [O,] e baixa [CO,]) é maior do que em condições não fotorrespiratórias (baixa [O,] e alta [CO,])). As enzimas do ciclo fotossintético oxidativo €, do carbono das plantas derivam de diferentes ancestrais Os genomas completos de diferentes organismos demonstraram que todas as enzimas fotorrespiratórias estão presentes nas plantas e nas algas vermelhas e verdes. Além disso, esses estudos filogenéticos sugerem que a distribuição de enzimas nas plantas se correlaciona com a origem de compartimentos envolvidos no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono. As enzimas dos cloroplastos evoluíram de uma cianobactéria endossimbionte, enquanto as enzimas mitocondriais têm um ancestral proteobacteriano. Por exemplo, a glicerato quinase do cloroplasto é de origem de cianobactérias, e a glicina descarboxilase mitocondrial vem de uma antiga proteobactéria. As cianobactérias usam uma rota proteobacteriana para trazer os átomos de carbono do 2-fosfoglicolato de volta ao ciclo de Calvin-Benson Genomas de cianobactérias codificam todas as enzimas do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono das plantas. A presença de fotorrespiração nos primeiros produtores de O, indica um mecanismo antigo estreitamente ligado à fotossíntese oxigênica, que surgiu como uma adaptação para lidar com o O, intracelular.

Apesar de todas as enzimas fotorrespiratórias “semelhantes às das plantas” estarem presentes, as cianobactérias existentes usam enzimas

POCH,—CO-—(CHOH),—CH,0P Ribulose-1,5-bifosfato + | Ciclo de Calvin-Benson | 3-fosfoglicerato 205» CADP > 4 (3.1) 2 POCH,—CHOH—CO;- (3.10) 3-fosfoglicerato j ——» HOCH;—CHOH—CO;” 2 POCH;—CO;” Glicerato 2-fosfoglicolato NA] +—| NADH | OCH—CHOH—CO;” Semialdeído tartrônico (3.15) ab co; 2 HOCH;—CO;” (3.13) 2 OCH—CO;” Glioxilato Glicolato Figura 8.10 Ciclo oxidativo fotossintético C, do carbono de cianobactérias. De modo semelhante às plantas, o metabolismo fotorrespiratório de cianobactérias inicia-se com a atividade oxigenase da rubisco, seguida pela atividade hidrolítica da 2-fosfoglicolato fosfatase (reações 3.1 e 3.2). Nesta fase, a glicolato desidrogenase une a oxidação do glicolato ao glioxilato com a redução do NAD* (reação de antepassados proteobacterianos para a recuperação do carbono perdido no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono (Figura 8.10 e Tabela 8.3, reações 1 e 2). Inicialmente, a enzima glicolato desidrogenase (ver Tabela 8.3, reação 13) converte glicolato fotorrespiratório em glioxilato [glicolato + NAD* > glioxilato + NADH +H9. A seguir, duas enzimas catalisam a conversão de glioxilato em glicerato: * Semialdeído tartrônico sintase [glioxilato — semialdeído tartronato + CO,] (ver Tabela 8.3, reação 14) e Semialdeído tartrônico redutase [semialdeído tartronato + NADH + Hº > glicerato + NAD'] (ver Tabela 8.3, reação 15) Finalmente, a glicerato quinase de cianobactérias fosforila o glicerato, dando origem a 3-fosfoglicerato, que entra novamente no ciclo de Calvin-Benson [glicerato + ATP — 3-fosfoglicerato + ADP] (ver Tabela 8.3, reação 10). Como em plantas terrestres, o ciclo fotorrespiratório alternativo de cianobactérias libera um átomo de carbono (ver Tabela 8.3, reação 14) e incorpora um esqueleto de três 3.13). A seguir, a semialdeído tartrônico sintase catalisa a conversão de duas moléculas de glioxilato em semialdeído tartrônico e CO, (reação 3.14). Finalmente, a semialdeído tartrônico redutase catalisa a redução de semialdeído tartrônico a glicerato (reação 3.15). A fosforilação do glicerato catalisada pela glicerato quinase traz o 3-fosfoglicerato de volta para o ciclo de Calvin-Benson (reação 3.10). carbonos de volta ao ciclo de Calvin-Benson (ver Tabela 8.3, reação 10). As necessidades de ATP e redutores para essa via alternativa são diferentes das usadas por plantas terrestres no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, porque cianobactérias

contornam a liberação e a refixação de NH,' (comparar o saldo da reação do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono nas Tabelas 8.2 e 8.3). O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono interage com muitas rotas metabólicas As primeiras pesquisas sugeriam que o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono servia para recuperar o carbono desviado pela atividade oxigenase da rubisco e proteger as plantas de condições estressantes, como luz alta, seca e estresse salino. O impacto negativo da fotorrespiração na assimilação fotossintética de CO, originou-se de plantas mutantes que não sobrevivem no ar (21% de O,; 0,04% de CO»), mas que retomam seu crescimento normal em ambientes com concentração alta de CO, (2% de CO»). Essa característica, chamada de fenótipo fotorrespiratório, serve para a identificação de componentes desconhecidos do ciclo oxidativo C, do carbono. Por exemplo, os mutantes de

TABELA 8.3 Reações do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono em cianobactérias Reação" 1. 2 ribulose-1,5-bifosfato + 2 0, > 2 2-fosfoglicolato + 2 3-fosfoglicerato 2. 2 2-fosfoglicolato + 2 H,O > 2 glicolato + 2 P, 13. 2 glicolato + 2 NAD* — 2 glioxilato + 2 NADH + 2 H* 14. 2 glioxilato + H* > semialdeído tartrônico + CO, 15. Semialdeído tartrônico + NADH + H* — glicerato + NAD* 10. Glicerato + ATP > 3-fosfoglicerato + ADP Enzima Rubisco Fosfoglicolato fosfatase Glicolato desidrogenase Semialdeído tartrônico sintase Semialdeído tartrônico redutase Glicerato quinase Calvin-Benson: Localização: cloroplastos. Arabidopsis que carecem de glicerato quinase acumulam glicerato e são simultaneamente incapazes de crescer em atmosfera normal, mas são viáveis em atmosferas com níveis elevados de CO,. No entanto, o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono requer a participação de três organelas — cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos — que estão integradas ao metabolismo total das células. Estudos recentes revelaram uma conexão estreita entre fotorrespiração e outras rotas metabólicas das plantas. O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono interage com: * Metabolismo do nitrogênio em múltiplos níveis: A fotorrespiração reassimila NH," formado nas mitocôndrias, usa glutamato em transaminações peroxissômicas e produz aminoácidos (serina, glicina) para outras rotas metabólicas. e Homeostase redox celular: O H,O, formado pela glicolato oxidase peroxissômica regula o estado redox de folhas. A formação de H,O, induz programas de suicídio em indivíduos de cevada deficientes em catalase que exibem o fenótipo fotorrespiratório. Embora o H,O, danifique moléculas celulares importantes, tais como DNA e lipídeos, a visão atual reconhece essa espécie reativa de oxigênio como uma molécula sinalizadora ligada a respostas hormonais e de estresse. Reações líquidas do ciclo oxidativo fotossintético C, do carbono em cianobactérias 2 Ribulose-1,5-bifosfato + 2 0, + 2 H,0 + NAD* Glicerato + 2 3-fosfoglicerato + CO, + 2 P, + NADH A fosforilação do glicerato catalisada pela glicerato quinase recupera a molécula de 3-fosfoglicerato para o ciclo de Glicerato + ATP 3-Fosfoglicerato + ADP Assim, o consumo de duas moléculas de O, na atividade oxigenase da rubisco começa em cianobactérias uma rota do glicerato do tipo bacteriana que libera uma molécula de CO,, forma

uma molécula do redutor NADH e consome uma molécula de ATP para a recuperação de um esqueleto de três carbonos de volta para o ciclo de Calvin-Benson. (reações 1, 2, 13, 14e 15) (reação 10) e Metabolismo C,: 5,10-metileno-tetra-hidrofolato é o cofator requerido pela glicina descarboxilase/serina hidroximetiltransferase na conversão de glicina em serina nas mitocôndrias. As reações mediadas por folatos transferem unidades de um carbono na síntese de precursores de proteínas, ácidos nucleicos, lignina e alcaloides. * Expressão de fatores de transcrição: Mais de 200 fatores de transcrição são diferencialmente expressos quando as plantas são transferidas de atmosferas com níveis elevados de CO, para a atmosfera normal. A fotorrespiração aumenta a expressão de genes que codificam os componentes das rotas cíclicas do fluxo de elétrons, de acordo com a demanda de energia adicional da rota fotorrespiratória. A fotorrespiração diminui os transcritos que codificam proteínas envolvidas na síntese de amido e sacarose e no metabolismo do nitrogênio e do enxofre. A produção de biomassa pode ser aumentada por engenharia na fotorrespiração Soluções para a atual escassez de alimentos e energia dependem do grau em que as plantas terrestres podem ser adaptadas a uma maior assimilação de CO,. Quando o O, vence a competição com o CO», a atividade oxigenase da

220 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo rubisco reduz a quantidade de carbono que entra no ciclo de Calvin-Benson. Portanto, para entender como manipular células foliares para melhorar a eficiência fotossintética, os cientistas estão abordando vários aspectos do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, desde a modificação do sítio ativo da rubisco até a introdução de rotas fotorrespiratórias paralelas por engenharia genética. Apesar dos esforços consideráveis, a modificação da rubisco para aliviar a fotorrespiração ainda não obteve sucesso. Uma vez que o ciclo fotossintético oxidativo €, do carbono é essencial para as plantas terrestres, uma possibilidade atrativa é a incorporação de diferentes mecanismos para a recuperação dos átomos de carbono do 2-fosfoglicolato. Duas abordagens diminuem o fluxo de metabólitos fotorrespiratórios através dos peroxissomos e das mitocôndrias, liberando CO, fotorrespirado no cloroplasto onde ele pode ser diretamente refixado. Uma abordagem introduz uma rota catabólica bacteriana (Escherichia coli) do glicolato nos cloroplastos de plantas terrestres (Arabidopsis) (ver Figura 8.10). Os cloroplastos dessas plantas transgênicas têm um ciclo fotorrespiratório totalmente funcional, ao mesmo tempo em que acomodam adicionalmente as enzimas bacterianas glicolato desidrogenase, semialdeído tartrônico sintase e semialdeído tartrônico redutase (ver Tabela 8.3, reações 13, 14 e 15). As plantas modificadas crescem mais rápido, têm a biomassa aumentada e contêm níveis mais elevados de açúcares solúveis. Alternativamente, a superexpressão de três enzimas no estroma do cloroplasto de Arabidopsis — glicolato oxidase, catalase e malato sintetase — provoca a liberação de CO, a partir do glicolato. Em primeiro lugar, a oxidação do glicolato pela nova glicolato oxidase do cloroplasto produz glioxilato e H,O,, e a catalase catalisa a decomposição subsequente de H,O, [2 glicolato + 2 O, > 2 glioxilato + 2H,0,;2H,0,>2 HO + O]. A seguir, a ação sucessiva de duas enzimas converte duas moléculas de glioxilato (dois átomos de carbono) em piruvato (três átomos de carbono) e CO, (um átomo de carbono): e A malato sintase catalisa a condensação do glioxilato com a acetil-CoA [CoA-S-CO-CH,], produzindo malato [2 glioxilato + CoA-S-CO-CH, > malato + CoA-SH]. * Aenzima NADP-málico do cloroplasto catalisa a descarboxilação de malato para piruvato com a formação concomitante de NADPH [malato + NADP * > piruvato + CO, +

NADPH + H'. Finalmente, a piruvato desidrogenase do cloroplasto catalisa a conversão do piruvato em acetil-CoA, produzindo NADH e outra molécula de CO, [piruvato + CoA-SH + NAD' » CoA-S-CO-CH, + CO, + NADH + H']. Como resultado desse ciclo alternativo, uma molécula de glicolato (dois átomos de carbono) é convertida em duas moléculas de CO, (dois átomos de carbono). A oxidação de átomos de carbono gera poder redutor na forma de NADPH e NADH. Essas novas rotas se afastam da fotorrespiração das plantas em evitação das reações mitocondriais e peroxissômicas. Como consequência, a mudança do glicolato da fotorrespiração das plantas para as rotas modificadas libera CO, na proximidade imediata da rubisco, permitindo uma rápida fixação de CO, e, ao mesmo tempo, evita o uso de energia (ATP e redutor) necessária para recuperar o NH. Mecanismos de concentração de carbono inorgânico Exceto por algumas bactérias fotossintetizantes, organismos fotoautotróficos na biosfera usam o ciclo de Calvin-Benson para assimilar CO, atmosférico. A pronunciada redução nos níveis de CO, e o aumento dos níveis de O, que começaram há aproximadamente 350 milhões de anos desencadearam uma série de adaptações nos organismos fotossintetizantes, para suportar um ambiente que promoveria a fotorrespiração. Essas adaptações incluem várias estratégias para a captação ativa de CO, e HCO, do ambiente e a acumulação de carbono inorgânico próximo da rubisco. A consequência imediata de níveis mais elevados de CO, próximo da rubisco é uma diminuição na reação de oxigenação. Bombas de CO, e HCO, na membrana plasmática têm sido extensivamente estudadas em cianobactérias procarióticas, algas eucarióticas e plantas aquáticas (ver Tópico 8.1 na internet). Em plantas terrestres, a difusão do CO, da atmosfera para o cloroplasto desempenha um papel crucial na fotossíntese líquida. Para ser incorporado em compostos de açúcar, o carbono inorgânico tem de atravessar quatro barreiras: parede celular, membrana plasmática, citoplasma e envoltório do cloroplasto. Evidências recentes revelaram que as proteínas de membrana que formam poros (aquaporinas) atuam como facilitadores da difusão para várias moléculas pequenas, reduzindo a resistência do mesofilo para o transporte de CO,. As plantas terrestres desenvolveram dois mecanismos de concentração de carbono para aumentar a concentração de CO, no sítio de carboxilação da rubisco: e Fixação fotossintética do carbono via €, (C,) e Metabolismo ácido das

crassuláceas (CAM) A absorção de CO, atmosférico por esses mecanismos de concentração de carbono precede a assimilação do CO, pelo ciclo de Calvin-Benson. Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: o ciclo C, do carbono A fotossíntese C, evoluiu como um dos principais mecanismos de concentração de carbono utilizados por plantas terrestres para compensar as limitações associadas a baixos níveis de CO, atmosférico. Algumas das culturas vegetais mais produtivas do planeta (p. ex. milho, cana-de-açúcar,

sorgo) usam esse mecanismo para aumentar a capacidade catalítica da rubisco. Nesta seção são examinados: * Os atributos bioquímicos e anatômicos da fotossíntese C, que minimizam a atividade oxigenase da rubisco e a perda concomitante de carbono pelo ciclo fotorrespiratório; * A ação conjunta de diferentes tipos de células para a incorporação de carbono inorgânico em esqueletos de carbono; * A regulação mediada pela luz de atividades enzimáticas; e e A importância da fotossíntese C, para sustentar o crescimento vegetal em . Ê o Atmosfera muitas áreas tropicais. externa Malato e aspartato são os produtos primários da carboxilação no ciclo C, Região . 5 externa No final da década de 1950, a H. P. Kortschack e Y. Karpilov observaram que o marcador O id apareceu inicialmente nos PEPGAe ácidos de quatro carbonos, malato e aspartato, quando "CO, foi fornecido às folhas de cana-de-açúcar e milho, Barreira na presença da luz. Essa des- de difusão coberta foi inesperada porque um ácido com três carbonos, Região . 2 . . interna 3-fosfoglicerato, é o primeiro produto marcado no ciclo de Calvin-Benson. M. D. Hatch Mitocôndria e €. R. Slack explicaram essa distribuição particular de carbono radiativo, sugerindo um mecanismo alternativo ao ci- Conexões clo de Calvin-Benson. Essa vasculares Figura 8.11 O ciclo fotossintético C, do carbono envolve cinco estágios sucessivos em dois compartimentos diferentes. (1) Na periferia das células foliares (região externa), a enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase) catalisa a reação do HCO;", fornecido pela captura de CO, atmosférico, com fosfoenolpiruvato, um composto de três carbonos. Dependendo da planta, o produto da reação, oxaloacetato, um composto de quatro carbonos, é ainda transformado em malato ou aspartato pela ação das enzimas NADP-malato desidrogenase ou aspartato aminotransferase, respectivamente (ver Tabela 8.4). Por simplicidade, o malato é mostrado nesta figura (para as diferenças entre espécies, nas reações que sustentam as rotas fotossintéticas C,, ver Tópico 8.9 na internet). (2) O ácido de quatro carbonos flui através de uma barreira de difusão para a região interna, próxima de conexões vasculares. (3) A enzima de descarboxi221 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação rota é denominada ciclo fotossintético C, do carbono (também conhecido como ciclo de Hatch-Slack ou ciclo C,). Hatch e Slack verificaram que (1) malato e aspartato são os primeiros intermediários estáveis da fotossíntese e (2) que o carbono 4 desses ácidos de quatro carbonos

subsequentemente se tornou o carbono 1 do 3-fosfoglicerato. Essas transformações ocorrem em dois tipos de células morfologicamente distintas — células do mesofilo e células da bainha do feixe vascular — que são separadas por suas respectivas paredes e membranas (“Barreira de difusão” na Figura 8.11). co, Membrana plasmática o, Parede celular = Piruvato HCO: O) fosfato Fosfoenol- iqui piruvato (Cs) Piruvato (CD) Enzima NADP-málica » Malato > Piruvato (Cs) co, Ê Ciclo de Calvin-Benson || =cloroplasto Metabólitos exportados lação (p. ex., enzima NAD-málica) libera o CO, do ácido de quatro carbonos, produzindo um ácido de três carbonos (p. ex., piruvato). A captura do CO, liberado pelos cloroplastos na região vascular forma um grande excesso de CO, relativo ao O, ao redor da rubisco, facilitando, assim, a assimilação do CO, pelo ciclo de Calvin-Benson. (4) O ácido de três carbonos residual flui de volta à região externa. (5) Fechando o ciclo C,, a enzima piruvato fosfato diquinase catalisa a regeneração do fosfoenolpiruvato, o aceptor de HCO;”, para outra volta do ciclo. O consumo de duas moléculas de ATP por molécula de CO, fixado (ver Tabela 8.4, reações 7 e 8) impulsiona o ciclo C, na direção das setas, bombeando, desse modo, CO, da atmosfera para o ciclo de Calvin-Benson. O carbono assimilado deixa o cloroplasto e, após ser convertido em sacarose no citoplasma, entra no floema para translocação a outras partes da planta.

 TABELA 8.4 Reações da fotossíntese C, Enzima 1. PEPCase 2. NADP-malato desidrogenase 3. Aspartato aminotransferase Enzimas de descarboxilação 4a. Enzima NADP-málica 4b. Enzima NAD-málica 5. Fosfoenolpiruvato carboxiguinase 6. Alanina aminotransferase 7. Piruvato fosfato diquinase 8. Adenilato quinase 9. Pirofosfatase Nota: P, e PP, significam fosfato inorgânico e pirofosfato, respectivamente. No ciclo C,, a enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase), em vez da rubisco, catalisa a carboxilação inicial nas células do mesofilo, perto da atmosfera externa (Tabela 8.4, reação 1) (ver Ensaio 8.1 na internet). Ao contrário da rubisco, o O, não compete com o HCO; na carboxilação catalisada pela PEPCase. Os ácidos de quatro carbonos formados nas células do mesofilo fluem através da barreira de difusão às células da bainha do feixe vascular, onde são descarboxilados, liberando CO», que é refixado pela rubisco por meio do ciclo de Calvin-Benson. Embora todas as plantas C, partilhem a carboxilação primária pela PEPCase, as outras enzimas usadas para concentrar o CO, na vizinhança da rubisco variam entre diferentes espécies €, (ver Tópico 8.9 na internet). Desde os estudos pioneiros das décadas de 1950 e 1960, o ciclo C, tem sido associado a uma estrutura especial da folha, chamada de anatomia Kranz (Kranz é a palavra alemã para “grinalda”). A anatomia Kranz típica apresenta um anel interno de células da bainha ao redor de tecidos vasculares e uma camada externa de células do mesofilo. Essa anatomia foliar específica gera uma barreira de difusão que (1) separa a absorção de carbono atmosférico em células do mesofilo da assimilação de CO, pela rubisco em células da bainha do feixe vascular e (2) limita o vazamento de CO, da bainha para as células do mesofilo. No entanto, já existem exemplos claros de fotossíntese C, em célula única em algumas algas verdes, diatomáceas e plantas aquáticas e terrestres (Figura 8.12A) (ver Tópico 8.10 na internet). Em resumo, os gradientes de difusão — não somente entre, mas também dentro das células — orientam o vaivém de metabólitos entre os dois compartimentos que operam o ciclo C,. O ciclo €, assimila CO, por uma ação combinada de dois tipos diferentes de células As principais características do ciclo C, foram inicialmente descritas em folhas de plantas como o milho, cujos tecidos Reação Fosfoenolpiruvato + HCO; — oxaloacetato + P, Oxalacetato +

NADPH + H* — malato + NADP* Oxalacetato + glutamato — aspartato + 2-0xoglutarato Malato + NADP* — piruvato + CO, + NADPH + H* Malato + NAD* — piruvato + CO, + NADH + Hº Oxalacetato + ATP — fosfoenolpiruvato + CO, + ADP Piruvato + glutamato — alanina + 2-oxoglutarato Piruvato + P, + ATP — fosfoenolpiruvato + AMP + PP, AMP + ATP > 2 ADP Pr +H,O>52P, vasculares são circundados por dois tipos de células fotossintéticas característicos. Nesse contexto anatômico, O transporte de CO, da atmosfera externa para as células da bainha do feixe vascular segue através de cinco estágios sucessivos (ver Figura 8.11 e Tabela 8.4): 1. Fixação do HCO," no fosfoenolpiruvato pela PEPCase nas células do mesofilo (ver Tabela 8.4, reação 1). O produto da reação, oxalacetato, é subsequentemente reduzido a malato por NADP-malato desidrogenase nos cloroplastos do mesofilo (ver Tabela 8.4, reação 2) ou convertido em aspartato por transaminação com o glutamato no citosol (ver Tabela 8.4, reação 3). 2. Transporte dos ácidos de quatro carbonos (malato ou aspartato) para as células da bainha do feixe vascular. 3. Descarboxilação dos ácidos de quatro carbonos e geração de CO,, que é, então, reduzido a carboidratos pelo ciclo de Calvin-Benson. Antes dessa reação, uma aspartato aminotransferase catalisa a conversão do aspartato de volta a oxalacetato em algumas plantas C, (Tabela 8.4, reação 3). Diferentes tipos de plantas C, fazem uso de diferentes descarboxilases para liberaro CO, para a supressão efetiva da reação oxigenase da rubisco (ver Tabela 8.4, reações 4a, 4b e 5) (ver Tópico 8.9 na internet). 4. Transporte do esqueleto de três carbonos (piruvato ou alanina), formado pela etapa de descarboxilação, de volta às células do mesofilo. 5. Regeneração do fosfoenolpiruvato, o aceptor de HCO,". ATP e fosfato inorgânico convertem piruvato em fosfoenolpiruvato, liberando AMP e pirofosfato (ver Tabela 8.4, reação 7). Duas moléculas de ATP são consumidas na conversão de piruvato em fosfoenolpiruvato: uma na reação catalisada por piruvato fosfato diquinase (ver Tabela 8.4, reação 7) e outra na transformação de AMP a ADP catalisada por adenilato quinase (ver Tabela 8.4, reação 8). Quando alanina é o composto de três carbonos exportado pelas células da

Anatomia Kranz (A) CO, atmosférico Célula do mesofilo Membranas plasmáticas Célula da bainha do feixe vascular Assimilação de carbono (p. ex., sacarose) Tecidos vasculares Sacarose (B) Anatomia Kranz CO; Citosol (região externa) Citosol (barreira de difusão) Citosol (região interna) END a CAIO Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação Ciclo Cy em célula única Lado externo Gradientes de difusão Lado interno Citosol (região interna) Rg RO CO, atmosférico Crescimento em organismos unicelulares (p. ex., diatomáceas) Z Assimilação de carbono Sy Transporte para tecidos vasculares em organismos pluricelulares (p. ex., CO, = plantas terrestres) Célula do mesofilo Célula da bainha do feixe vascular 7 d a a Feixe vascular Citosol (região externa)) 223 Figura 8.12 Rota fotossintética C, em folhas de diferentes plantas. (A) Em quase todas as espécies C, conhecidas, a assimilação fotossintética do CO, requer o desenvolvimento da anatomia Kranz (painel à esquerda). Essa carac terística anatômica compartimentaliza as reações fotossintéticas em dois tipos distintos de células que são organizadas concentricamente ao redor das nervuras: células do mesofilo e células da bainha do feixe vascular. As células da bainha do feixe vascular circundam os tecidos vasculares, enquanto um anel externo de células do mesofilo fica na periferia da bainha e adjacente aos espaços intercelulares. As membranas que separam as células designadas para fixação do CO, das células destinadas a reduzir o carbono são essenciais para o funcionamento eficiente da fotossíntese C, em plantas terrestres. Alguns organismos unicelulares (p. ex., diatomáceas) e poucas plantas terrestres (tipificadas pela Suaeda aralocaspica [anteriormente conhecida como Borszczowia aralocaspica] e duas espécies de Bienertia) contêm os equivalentes da compartimentalização C, em uma única célula (painel à direita). Estudos das enzimas-chave dessas plantas também revelam dois tipos dismórficos de cloroplastos localizados em diferentes compartimentos citoplasmáticos possuindo funções análogas às células do mesofilo e da bainha do feixe vascular na anatomia Kranz. Os produtos da assimilação de CO, sustentam o crescimento em organismos unicelulares e deixam o citosol para os tecidos vasculares em organismos multicelulares. (B) Anatomia Kranz. Imagem ao microscópio óptico de um corte transversal da lâmina foliar de Flaveria australasica (tipo de fotossíntese C,, enzima NAD-

málica). (C) Fotossíntese C, em célula única. Diagramas do ciclo C, estão superpostos em micrografias eletrônicas de Suaeda aralocaspica (esquerda) e Bienertia cycloptera (direita). (B cortesia de Athena McKown; C de Edwards et al., 2004.)

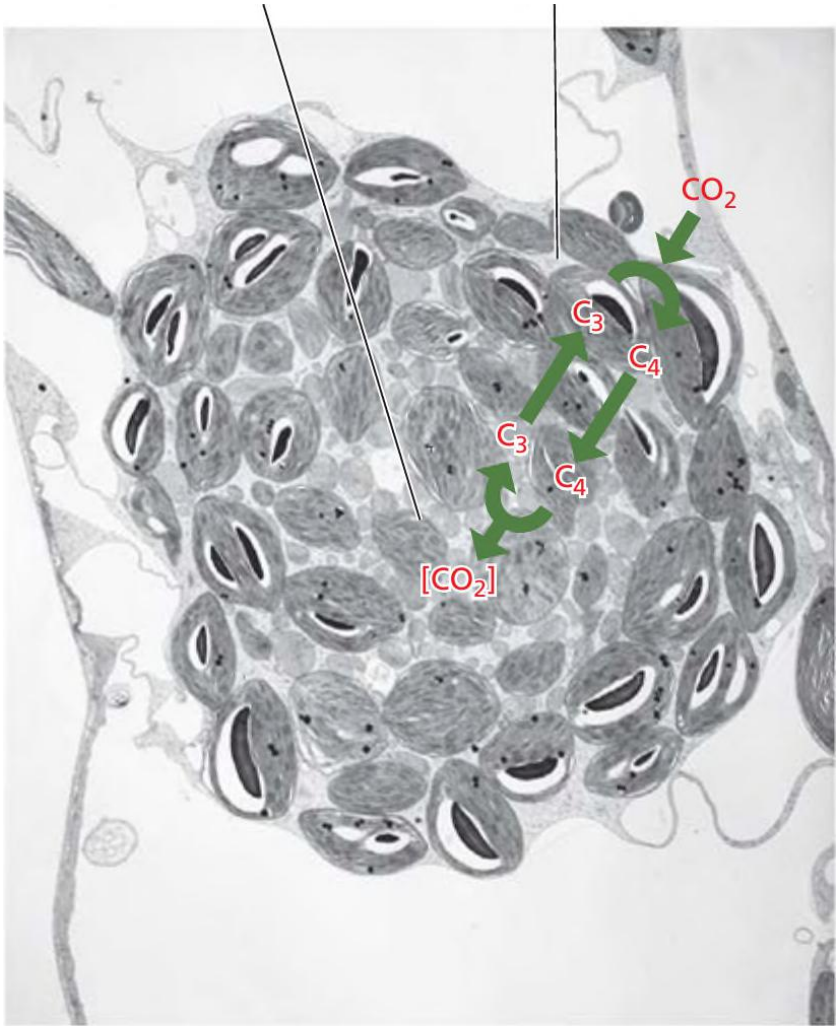


 TABELA 8.5 Mecanismos de descarboxilação do ácido C, nos cloroplastos das células da bainha do feixe vascular Ácido C, transportado [mesofilo — bainha vascular] Enzima de descarboxilação para descarboxilação Enzima NADP-málica (NADP-ME) Malato Enzima NAD-málica (NAD-ME) Aspartato PEP-carboxiguinase (PEPCK) Aspartato bainha do feixe vascular, a formação de piruvato pela alanina aminotransferase precede a fosforilação pela piruvato fosfato diquinase (ver Tabela 8.4, reação 6). A compartimentalização das enzimas garante que o carbono inorgânico da atmosfera possa ser assimilado inicialmente pelas células do mesofilo e fixado subsequentemente pelo ciclo de Calvin-Benson das células da bainha, e finalmente exportado para o floema (ver Figura 8.11). O ciclo €, utiliza mecanismos diferentes para a descarboxilação dos ácidos de quatro carbonos transportados para as células da bainha do feixe vascular A fotossíntese C, transporta diferentes ácidos de quatro carbonos do mesofilo para as células da bainha vascular, emprega diferentes mecanismos para descarboxilar os ácidos de quatro carbonos nas células da bainha vascular e recupera, nas células do mesofilo, diferentes ácidos de três carbonos a partir de células da bainha vascular (Tabela 8.5). O malato e o aspartato produzidos nos cloroplastos e no citosol de células do mesofilo, respectivamente, são transportados para as células da bainha vascular. No tipo de fotossíntese C, que utiliza a enzima NADP-málica (NADP-ME), o malato entra no cloroplasto das células da bainha vascular, onde é descarboxilado pela NADP-ME (ver Tabela 8.4, reação 4a). Nos tipos de fotossíntese C, que utilizam as enzimas NAD-málica (NAD-ME) e PEP-carboxiquinase (PEPCK), a aspartato aminotransferase citosólica das células da bainha vascular catalisa a conversão do aspartato de volta a oxalacetato [aspartato + piruvato — oxalacetato + alanina]. A descarboxilação do oxalacetato em ambos os casos tem lugar nas mitocôndrias de células da bainha vascular pela NAD-ME (ver Tabela 8.4, reação 4b) e pela PEPCK (ver Tabela 8.4, reação 5). O CO, liberado difunde-se das mitocôndrias para os cloroplastos das células da bainha vascular. Nos cloroplastos das células da bainha vascular, o CO, liberado pelas três descarboxilações aumenta a concentração de CO, em torno do sítio ativo da rubisco, minimizando, assim, a inibição por O,. Piruvato (do tipo NADP-ME de fotossíntese C,) e alanina

(dos tipos NAD-ME e PEPCK) são transportados das células da bainha Ácido C; movido [bainha vascular — mesofilo] para carboxilação Planta Piruvato Sorghum bicolor, Zea mays Alanina Cleome, Atriplex Alanina, piruvato, Panicum maximum fosfoenolpiruvato vascular para as células do mesofilo para a regeneração do fosfoenolpiruvato. As células da bainha vascular e as células do mesofilo apresentam diferenças anatômicas e bioquímicas Originalmente descrito para gramíneas tropicais e Atriplex, o ciclo C, agora é conhecido por ocorrer em pelo menos 62 linhagens independentes de angiospermas distribuídas em 19 famílias diferentes. As plantas C, evoluíram a partir de ancestrais C, há cerca de 30 milhões de anos, em resposta a vários estímulos ambientais, como mudanças atmosféricas (queda de CO,, aumento de O,), modificação do clima global, períodos de seca e radiação solar intensa. A transição de plantas C, para plantas C, requer a modificação coordenada de genes que afetam a anatomia foliar, a ultraestrutura celular, o transporte de metabólitos e a regulação de enzimas metabólicas. As análises de (i) genes específicos e elementos que controlam sua expressão, (ii) mRNA e as sequências de aminoácidos deduzidas e (iii) genomas e transcriptomas €, e €, indicam que a evolução convergente está na base das múltiplas origens das plantas C,. Salvo em três plantas terrestres (ver a seguir), a anatomia Kranz característica aumenta a concentração de CO, nas células da bainha vascular em quase 10 vezes mais do que a atmosfera externa (Figura 8.12B e C). A acumulação eficiente de CO, nos arredores da rubisco no cloroplasto reduz a taxa de fotorrespiração para 2 a 3% da fotossíntese. As células do mesofilo e da bainha do feixe vascular apresentam grandes diferenças bioquímicas. A PEPCase e a rubisco estão localizadas nas células do mesofilo e nas células da bainha do feixe vascular, respectivamente, enquanto as descarboxilases são encontradas em diferentes compartimentos intracelulares das células da bainha vascular: NADP-ME nos cloroplastos, NAD-ME nas mitocôndrias, e PEPCK no citosol. Além disso, as células do mesofilo contêm cloroplastos arranjados aleatoriamente com tilacoides empilhados, enquanto os cloroplastos das células da bainha vascular estão dispostos de forma concêntrica e exibem tilacoides não empilhados. Esses cloroplastos correlacionam-se com necessidades energéticas da fotossíntese do tipo C,. Por exemplo, espécies C, do tipo NADP-ME, em que o malato é enviado dos cloroplastos do mesofilo para as células

da bainha vascular, exibem fotossistemas II e 1 funcionais nos cloroplastos do mesofilo, enquanto os cloroplastos da bainha vascular são deficientes em fotossistema II. Espécies NADP-ME requerem NADPH nos cloroplastos do mesofilo para a redução do oxalacetato para malato. O ciclo C, também concentra CO, em células individuais A descoberta de fotossíntese C, em organismos desprovidos de anatomia Kranz desvendou uma diversidade muito maior de modos de fixação C, do carbono do que inicialmente (se havia pensado existirver Tópico 8.10 na internet). Três plantas que crescem na Ásia, Suaeda aralocaspica (anteriormente Borszczowia aralocaspica) e duas espécies de Bienertia realizam a fotossíntese C, completa nas células individuais do clorênquima (ver Figura 8.124 e O). A região externa, próxima ao ambiente externo, realiza a carboxilação inicial e a regeneração do fosfoenolpiruvato, enquanto a região interna opera na descarboxilação dos ácidos de quatro carbonos e na refixação pela rubisco do CO, liberado. O citosol dessas espécies de Chenopodiaceae abriga cloroplastos dismórficos com diferentes subconjuntos de enzimas. Diatomáceas — algas eucarióticas fotossintéticas encontradas em sistemas marinhos e de água doce — também realizam a fotossíntese C, dentro de uma única célula. A importância da rota C, na fixação de carbono foi confirmada pela utilização de inibidores específicos para PEPCase e pela identificação de sequências de nucleotídeos que codificam enzimas essenciais para o metabolismo €C, (PEPCase, PEPCK e piruvato fosfato diquinase) nos genomas de duas diatomáceas, Thalassiosira pseudonana e Phaeodactylum tricornutum. Embora a descoberta desses genes sugira que o carbono é assimilado pela rota C, as diatomáceas também possuem transportadores de bicarbonato e anidrases carbônicas que podem funcionar para elevar a concentração de CO, no sítio ativo da rubisco. Análises bioquímicas de enzimas essenciais das C, e transportadores de HCO; serão necessárias para avaliar a importância funcional dos diferentes mecanismos de concentração de CO, nas diatomáceas. A luz regula a atividade de enzimas-chave das C, Além do fornecimento de ATP e NADPH para o funcionamento do ciclo C,, a luz é fundamental para a regulação de várias enzimas participantes. Variações na densidade de fluxo de fótons promovem alterações nas atividades da NADP-malato desidrogenase, da PEPCase e da piruvato fosfato diquinase por dois mecanismos diferentes: troca dos grupos tiol-

dissulfeto [Enz-(Cys-S), < Enz-(Cys-SH),] e fosforilação-desfosforilação de resíduos de aminoácidos específicos [p. ex. serina, Enz-Ser-OH «> Enz-Ser-OP]. A NADP-malato desidrogenase é regulada por intermédio do sistema ferredoxina-tiorredoxina como nas plantas C, (ver Figura 8.6). A enzima é reduzida (ativada) pela 225 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação tiorredoxina quando as folhas são iluminadas, mas é oxidada (inativada) no escuro. A fosforilação diurna da PEPCase por uma quinase específica, chamada de PEPCase quinase, aumenta a absorção de CO, do ambiente, e a desfosforilação noturna pela proteína fosfatase 2A traz a PEPCase de volta à atividade baixa. Uma enzima altamente incomum regula a atividade claro-escuro da piruvato fosfato diquinase. Esta é modificada por uma treonina quinase fosfatase bifuncional que catalisa tanto a fosforilação dependente de ADP quanto a desfosforilação dependente de P, da piruvato fosfato diquinase. O escuro promove a fosforilação da piruvato fosfato diquinase (PPDK, de pyruvate-phosphate dikinase) pela quinase fosfatase reguladora [(PPDK) va + ADP — (PPDK-P) nativa + AMP], causando a perda de atividade da enzima. A clivagem fosforolítica do grupo fosforil na luz pela mesma enzima restabelece a capacidade catalítica da PPDK [(PPDK-P), nativa + P; — (PPDK) ga + PP]. inativa ativa A assimilação fotossintética de CO, nas plantas C, demanda mais processos de transporte do que as plantas C; Os cloroplastos exportam parte do carbono fixado para o citosol durante a fotossíntese ativa enquanto importam o fosfato liberado de processos biossintéticos para repor ATP e outros metabólitos fosforilados no estroma. Em plantas C,, Os principais fatores que modulam a partição de carbono assimilado entre o cloroplasto e o citosol são as concentrações relativas de trioses fosfato e fosfato inorgânico. Trioses fosfato isomerase rapidamente interconvertem a di-hidroxiacetona fosfato e o gliceraldeído-3-fosfato no plastídio e no citosol (Tabela 8.6, reação 1). O translocador de triose fosfato — um complexo proteico na membrana interna do envoltório do cloroplasto — troca trioses fosfato do cloroplasto por fosfatos do citosol (ver Tabela 8.6, reação 2) (ver Tópico 8.11 na internet). Assim, plantas C, necessitam de um processo de transporte através do envoltório do cloroplasto para exportar trioses fosfato (três moléculas de CO, assimiladas) dos cloroplastos para o citosol. Nas plantas C,, a distribuição da assimilação fotossintética do CO, em mais de duas células diferentes

envolve um fluxo expressivo de metabólitos entre as células do mesofilo e as células da bainha vascular. Além disso, três rotas diferentes realizam a assimilação de carbono inorgânico na fotossíntese C,. Nesse contexto, diferentes metabólitos fluem do citosol de células da folha para os cloroplastos, as mitocôndrias e os tecidos de condução. Portanto, a composição e a função de translocadores em organelas e na membrana plasmática de plantas C, dependem da rota utilizada para a assimilação do CO,. Por exemplo, células do mesofilo do tipo fotossintético C, NADP-ME utilizam quatro etapas de transporte através do envoltório do cloroplasto para fixar uma molécula de CO, atmosférico: (1) importação de piruvato citosólico (transportador desconhecido); (2) exportação de fosfoenolpiruvato do estroma (translocador de fosfoenolpiruvato

 TABELA 8.6 Reações na conversão de trioses fosfato produzidas fotossinteticamente em sacarose 1. Triose fosfato isomerase Di-hidroxiacetona fosfato — gliceraldeído-3-fosfato CH,0H cHO | | = (o) ea Ze= E CH,OPO; CH,OPO,? 2. Transportador fosfato/triose fosfato Triose fosfato (cloroplasto) + P, (citosol) — triose fosfato (citosol) + P, (cloroplasto) 3. Frutose-1,6-bifosfato aldolase Di-hidroxiacetona fosfato + gliceraldeído-3-fosfato — frutose-1,6-bifosfato 2— 2-, HOM cn,oro, OPOHC O 0H c=o MO=C—E nN| H9/cn,oro,;>D= CH,OPO, e a E 4. Frutose-1,6-bifosfatase Frutose-1,6-bifosfato + H,O > frutose-6-fosfato + P; onte 0) 2 Gu O;POH;C O = H CH,OPO, H CH,OH 5a. Frutose-6-fostato 1-quinase (fosfofrutoquinase) Frutose-6-fosfato + ATP — frutose-1,6-bifosfato + ADP 2 2 OsPOH,C o O;POH,C o OH OH OH OH H H > H CH,0H H CH,OPO, OH H OH H 5b. Fosfofrutoguinase ligada ao PP, Frutose-6-fosfato + PP, > frutose-1,6-bifosfato + P, 2— 2= OPOH,C 0 ou OPOH;C 0 o nN! H9/cm,0H nN! H0/cH,oro;>HO H HO H 5c. Frutose-6-fosfato 2-quinase Frutose-6-fosfato + ATP — frutose-2,6-bifosfato + ADP 2= po o ronco OPOHC 0 opor H OH H OH H CH,OH H CH,OH 6. Frutose-2,6-bifosfatase Frutose-2,6-bifosfato + H,O — frutose-6-fosfato + P, 2 Es O;POH,C o O;POH,C o oro; OH OH Rg Dia anda is CH,0H

TABELA 8.6 (Continuação) 7. Hexose fosfato isomerase Frutose-6-fosfato — glicose-6-fosfato 2= O,POHC 0 o 8. Fosfoglicomutase as CH,OPO, Glicose-6-fosfato — glicose-1-fosfato 9. UDP-glicose pirofosforilase Glicose-1-fosfato + UTP > UDP-glicose + PP, CH,0H [o 2= CH,OPO, CH,0H [814 da H OH H H noNQH Hom HoNÇH H/opo;H OH o (6) Lo | H À H E - e Ho OPO;2- -O -0 -0 H H HO 10. Sacarose-6"-fosfato-sintase UDP-glicose + frutose-6-fosfato — UDP + sacarose-6'-fosfato CH,0H P—0—P RO: PO-CH, H OH (o) (o) no | | purê H o i o i fo) de H OH 11. Sacarose-6"-fosfato fosfatase Uridina Sacarose-6"-fosfato + H,O — sacarose + P, CH,0H H OH H H Eos HO H OH FOPO-CH, 0 O HOH,C H q! blg CH,OH H HO H Nota: A triose fosfato isomerase (reação 1) catalisa o equilíbrio entre di-hidroxiacetona fosfato e gliceraldeído-3-fosfato no estroma do cloroplasto, enquanto o transportador de P, (reação 2) facilita a troca entre trioses fosfato e P, através da membrana interna do envoltório do cloroplasto. Todas as outras enzimas catalisam reações no citosol. P,e PP, significam fosfato inorgânico e pirofosfato, respectivamente. Ho CH,OH 0) al H (o) H OH H ONO HH H (0) H CH,0H ON o (o) H II II = (9) [p='0) om dao CH,0H H ATO 0 HONOH H H OH 2, = OPO-CH, q INH HO HO H

 fosfato); (3) importação de oxalacetato citosólica (transportador de dicarboxilato), e (4) exportação de malato do estroma (transportador dicarboxilato). A adaptação dos envoltórios dos cloroplastos às exigências da fotossíntese C, foi revelada quando membranas dessas organelas em células do mesofilo de ervilha (uma planta C,) e milho (uma planta C,) foram analisadas por cromatografia líquida, seguida de espectroscopia de massa. Os cloroplastos das células do mesofilo das plantas C; e C, exibiram proteomas qualitativamente similares, porém quantitativamente diferentes nas membranas do envoltório. Em particular, os translocadores que participam no transporte de trioses fosfato e fosfoenolpiruvato são mais abundantes nos envoltórios de plantas C, do que nos envoltórios de plantas C,. Essa maior abundância garante que os fluxos de intermediários metabólicos através do envoltório do cloroplasto de plantas C, sejam maiores do que os fluxos em plantas C,. Em climas quentes e secos, o ciclo C, reduz a fotorrespiração Como visto anteriormente neste capítulo, temperaturas elevadas limitam a taxa de assimilação fotossintética de CO, em plantas C, pela redução da solubilidade do CO, e da razão entre as reações de carboxilação e oxigenação da rubisco. Devido à diminuição da atividade fotossintética da rubisco, a demanda de energia associada com a fotorrespiração aumenta nas áreas mais quentes do mundo. Em plantas C, duas características contribuem para superar os efeitos deletérios da alta temperatura: * Em primeiro lugar, o CO, atmosférico entra no citoplasma das células do mesofilo onde a anidrase carbônica converte rápida e reversivelmente CO, em bicarbonato [CO, + H,O > HCO," + H'] (K = 1,7 x 1079. Climas quentes diminuem os níveis de CO,, porém essas baixas concentrações citosólicas de HCO,” saturam a PEPCase porque a afinidade da enzima por seu substrato é suficientemente alta. Assim, essa alta atividade da PEPCase permite às plantas C, reduzir sua abertura estomática em altas temperaturas e, assim, conservar água, enquanto fixam CO, em taxas iguais ou maiores do que as plantas C,. Em segundo lugar, a elevada concentração de CO, em cloroplastos da bainha do feixe vascular minimiza o funcionamento do ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono. A resposta da assimilação líquida de CO, à temperatura controla a distribuição de espécies C, e C, na Terra. A eficiência fotossintética

ótima das espécies C, geralmente ocorre em temperaturas inferiores à temperatura das espécies C,: cerca de 20 a 25ºC e 25 a 35ºC, respectivamente. Ao permitirem a assimilação mais eficiente de CO, em temperaturas mais altas, as espécies C, tornam-se mais abundantes nas regiões tropicais e subtropicais e menos abundantes quando as latitudes se afastam da linha do Equador. Embora a fotossíntese C, comumente seja dominante em ambientes quentes, um grupo de gramíneas perenes (Miscanthus, Spartina) é de C, cultivadas tolerantes ao resfriamento, que se desenvolvem bem em áreas onde o clima é moderadamente frio. Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) Outro mecanismo para concentrar CO, em torno da rubisco está presente em muitas plantas que habitam ambientes áridos com disponibilidade de água sazonal, incluindo plantas comercialmente importantes, como o abacaxi (Ananas comosus), o agave (Agave spp.), os cactos (Cactaceae) e as orquídeas (Orchidaceae). Essa variante importante da fixação fotossintética do carbono foi historicamente chamada de metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), para reconhecer sua observação inicial em Bryophyllum calycinum, um membro suculento das Crassulaceae. Como o mecanismo C,, o CAM parece ter se originado durante os últimos 35 milhões de anos para conservar a água em hábitats onde a precipitação é insuficiente para o crescimento das culturas. As folhas das plantas CAM têm características que minimizam a perda de água, como cutículas grossas, grandes vacúolos e estômatos com pequenas aberturas. O arranjo compactado das células do mesofilo melhora o desempenho do CAM, restringindo a perda de CO, durante o dia. Em todas as plantas CAM, a captura inicial de CO, em ácidos de quatro carbonos ocorre durante a noite, e a posterior incorporação do CO, em esqueletos de carbono ocorre durante o dia (Figura 8.13). À noite, a PEPCase citosólica fixa CO, atmosférico e respiratório em oxalacetato, usando o fosfoenolpiruvato formado pela decomposição glicolítica de carboidratos armazenados (ver Tabela 8.4, reação 1). Uma NADP-malato desidrogenase citosólica converte o oxalacetato em malato, que é armazenado na solução ácida dos vacúolos durante o resto da noite (ver Tabela 8.4, de reação 2). Durante o dia, o malato armazenado sai do vacúolo para descarboxilação por mecanismos semelhantes aos das plantas C, — isto é, por uma NADP-ME citosólica ou NAD-ME mitocondrial (ver Tabela 8.4, reações 4a e 4b). O CO, liberado é disponibilizado para

os cloroplastos para a fixação pela rubisco, enquanto o ácido de três carbonos coproduzido é convertido em trioses fosfato e, posteriormente, em amido ou sacarose via gliconeogênese (ver Figura 8.13). Mudanças na taxa de captura de carbono e na regulação da enzima ao longo do dia criam um ciclo CAM de 24 horas. Quatro fases distintas abrangem o controle temporal das carboxilações C, e C; dentro do mesmo ambiente celular: fase 1 (noite), fase II (início da manhã), fase HI (durante o dia) e fase IV (final da tarde) (Tópico 8.12 na

Escuro: estômatos abertos co, O estômato aberto permite atmosférico a captura do CO; e a perda de H > 0O (transpiração) 229 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação Luz: estômatos fechados CO, . O estômato fechado impede atmosférico / captura do CO; e a perda de H50 (transpiração) Epiderme |foliar CO, HCO; + H']. Então, a PEPCase citosólica catalisa a reação entre o HCO; e o fosfoenolpiruvato fornecido pela decomposição noturna de amido do cloroplasto. O ácido de 4 carbonos resultante, oxalacetato, é reduzido a malato que, por sua vez, prossegue para o internet). Durante a fase I, noturna, quando os estômatos estão abertos, o CO, é captado e armazenado como malato no vacúolo. A captura do CO, pela PEPCase domina a fase I. Na fase II, diurna, quando os estômatos estão fechados e as folhas estão fotossintetizando, o malato estocado é descarboxilado. Isso resulta em altas concentrações de CO, ao redor do sítio ativo da rubisco, aliviando, assim, os efeitos adversos da fotorrespiração. As fases transientes II e IV alteram o metabolismo em preparação para as fases Hle I respectivamente. Na fase II, a atividade da rubisco aumenta, mas decresce na fase IV. Por outro lado, a atividade da PEPCase aumenta na fase IV, porém decai na fase IH. A contribuição de cada fase para o equilíbrio global de carbono varia consideravelmente entre diferentes plantas CAM e é sensível às condições ambientais. Plantas CAM Citosol Cloroplasto f E Piruvato aleuio (4.4b) | co, Enzima NAD-málica Ácido málico ———» Malato Vacúolo ambiente ácido do vacúolo. Durante o dia, o ácido málico que fora armazenado no vacúolo à noite flui de volta ao citosol. A ação da enzima NAD-málica transforma o malato, liberando CO,, o qual é refixado em esqueletos de carbono pelo ciclo de Calvin-Benson. Em essência, a acumulação diurna do amido no cloroplasto constitui o ganho líquido da captura noturna de carbono inorgânico. A vantagem adaptativa do fechamento estomático durante o dia é que ele evita não apenas a perda de água por transpiração, mas também a troca do CO, interno com a atmosfera externa. Ver Tabela 8.4 para a descrição das reações numeradas. constitutivas usam a captação noturna de CO, em todos os momentos, enquanto seus homólogos facultativos recorrem à via CAM somente quando induzidos por estresse hídrico ou salino. Se as trioses fosfato produzidas pelo ciclo de Calvin-Benson serão estocadas como amido no cloroplasto ou utilizadas para a síntese de

sacarose, vai depender da espécie vegetal. Entretanto, esses carboidratos, em última análise, garantem não apenas o crescimento vegetal, mas também o suprimento de substratos para a próxima fase de carboxilação noturna. Para resumir, a separação temporal da carboxilação inicial noturna da descarboxilação diurna aumenta a concentração de CO, próximo da rubisco e reduz a ineficiência inevitável da atividade oxigenase.

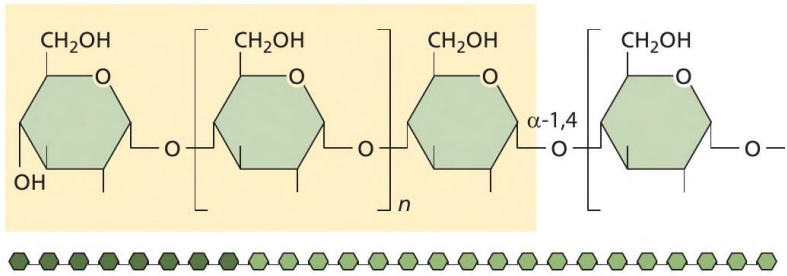
 Diferentes mecanismos regulam a PEPCase C, e a PEPCase CAM A análise comparativa das PEPCases fotossintéticas fornece um exemplo notável da adaptação da regulação da enzima a metabolismos específicos. A fosforilação de PEPCases vegetais por PEPCase-quinase converte a forma não fosforilada inativa em sua contrapartida fosforilada ativa: PEPCase, inativa — PEPCase-P + ATP > [PEPCase-quinase] + ADP ativa A desfosforilação da PEPCase pela proteína fosfatase 2A traz a enzima de volta para a forma inativa. A PEPCase C, é funcional durante o dia e inativa durante a noite, e a PEPCase CAM opera durante a noite e reduz a atividade durante o dia. Assim, a PEPCase C, diurna e a PEPCase CAM noturna são fosforiladas. As respostas contrastantes das PEPCases fotossintéticas à luz são conferidas pelos elementos reguladores que controlam a síntese e a degradação das PEPCase-quinases. A síntese de PEPCase-quinase é mediada por mecanismos de detecção de luz nas folhas C, e por ritmos circadianos endógenos nas folhas CAM. O metabolismo ácido das crassuláceas é um mecanismo versátil sensível a estímulos ambientais A alta eficiência do uso da água nas plantas CAM provavelmente seja responsável por sua ampla diversificação e especiação em ambientes limitados em água. As plantas CAM que crescem em desertos, como os cactos, abrem seus estômatos durante as noites frias e os fecham durante os dias quentes e secos. A vantagem potencial das plantas CAM terrestres em ambientes áridos é bem ilustrada pela introdução acidental da pera espinhosa africana (Opuntia stricta) no ecossistema australiano. De umas poucas plantas em 1840, a população de O. stricta expandiu-se progressivamente para ocupar 25 milhões de hectares em menos de um século. O fechamento dos estômatos durante o dia minimiza a perda de água em plantas CAM, mas, como H,O e CO, compartilham a mesma rota de difusão, o CO, deve então ser capturado pelos estômatos abertos à noite (ver Figura 8.13). A disponibilidade de luz mobiliza as reservas de malato vacuolar para a ação de enzimas específicas de descarboxilação —- NAD(P)-ME e PEPCK — e a assimilação do CO, resultante pelo ciclo de Calvin-Benson. O CO, liberado pela descarboxilação não escapa da folha porque os estômatos estão fechados durante o dia. Como consequência, o CO, gerado internamente é fixado pela rubisco e convertido em carboidratos

pelo ciclo de Calvin-Benson. Assim, o fechamento estomático não apenas auxilia na conservação da água, mas também assiste na acumulação da elevada concentração interna de CO, que melhora a carboxilação fotossintética da ribulose-1,5-bifosfato. Atributos genotípicos e fatores ambientais modulam a extensão na qual as capacidades bioquímicas e fisiológicas das plantas CAM são expressas. Embora muitas espécies de plantas suculentas ornamentais na família Crassulaceae (p. ex. Kalanchoe) sejam plantas CAM obrigatórias que exibem ritmo circadiano, outras (p. ex., Clusia) mostram fotossíntese C, e CAM simultaneamente em folhas distintas. A proporção de CO, capturada pela PEPCase à noite ou pela rubisco durante o dia (assimilação líquida de CO,) é ajustada (1) pelo comportamento estomático; (2) pelas flutuações na acumulação dos ácidos orgânicos e carboidratos de reserva; (3) pela atividade das enzimas primária (PEPCase) e secundária (rubisco) de carboxilação; (4) pela atividade das enzimas de descarboxilação, e (5) pela síntese e decomposição dos esqueletos de três carbonos. Muitos representantes das plantas CAM são capazes de ajustar seu padrão de captação de CO, em resposta a variações de longo prazo das condições ambientais. A erva-de-gelo (Mesembryanthemum crystallinum L.), a agave e a Clusia estão entre as plantas que utilizam o CAM quando a água é escassa, mas fazem uma transição gradual para C, quando a água se torna abundante. Outras condições ambientais, como salinidade, temperatura e luz, também contribuem para a extensão na qualo CAM é induzido nessas plantas. Essa forma de regulação requer a expressão de numerosos genes CAM em resposta aos sinais de estresse. O fechamento dos estômatos para conservação de água em zonas áridas pode não ser a única base da evolução de CAM, porque, paradoxalmente, as espécies CAM também são encontradas entre plantas aquáticas. Talvez esse mecanismo também aumente a obtenção de carbono inorgânico (como HCO; em hábitats aquáticos, onde a alta resistência à difusão gasosa restringe a disponibilidade do CO,. Acumulação e partição de fotossintatos amido e sacarose Metabólitos acumulados na luz — fotossintatos — tornam-se a melhor fonte de energia para o desenvolvimento da planta. A assimilação fotossintética de CO, pela maioria das folhas produz sacarose no citosol e amido nos cloroplastos. Durante o dia, a sacarose flui continuamente a partir do citosol da folha para tecidos-dreno heterotróficos, enquanto o amido se acumula como

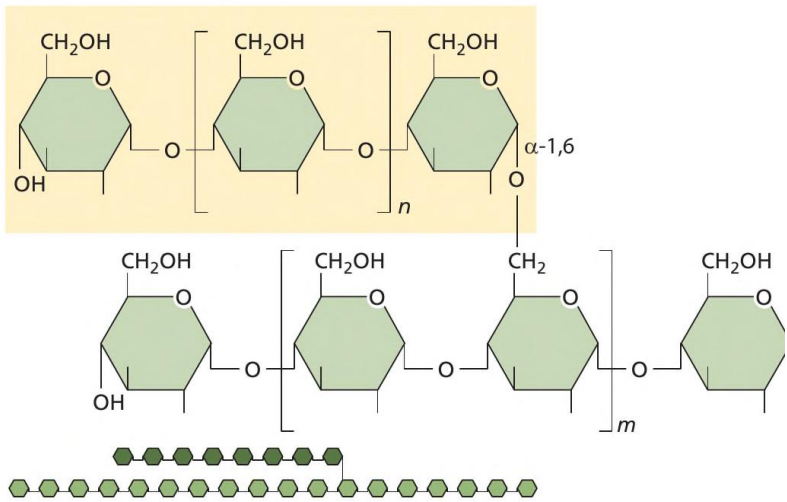
grânulos densos nos cloroplastos (Figura 8.14) (Tópico 8.13 na internet). O escurecimento não somente cessa a assimilação de CO_2, mas também dá início à degradação do amido dos cloroplastos. O conteúdo de amido nos cloroplastos cai durante a noite, porque os produtos de degradação fluem para o citosol para sustentar a exportação de sacarose para outros órgãos. A grande flutuação do amido do estroma na luz versus no escuro é a razão pela qual o polissacarídeo armazenado nos cloroplastos é chamado de amido transitório. O amido transitório funciona como (1) um mecanismo

DIA / Cloroplasto Trioses Rio) Frutose Translocador de P; CADP > Trioses fosfato fosfato o... ADP-glicose —— Hexoses —» Sacarose 231 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação NOITE Células “ foliares > Sacarose

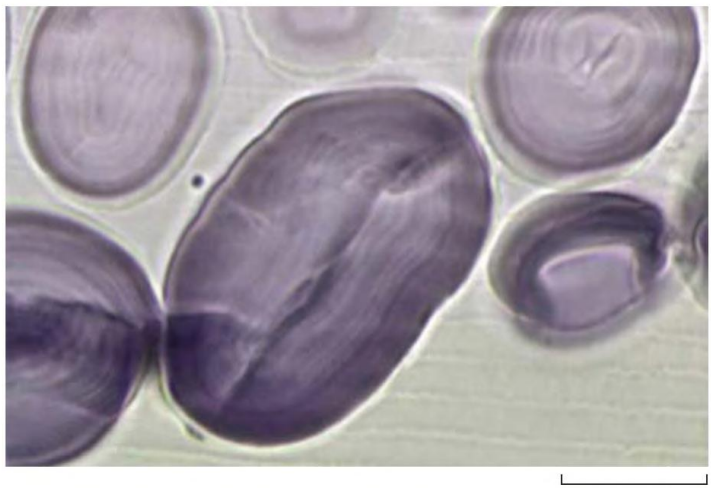
232 Unidade Il e Bioquímica e Metabolismo (A) Amilose CH,;0H 7] CH,0H (0) (0) oH o “im oH 10 um (C) Agregado de Lamela amilopectina (10 nm) (0,1-1 nm) Blocklets normais . Grânulo de amido =o Blocklet (1.000 nm) Ea (20-250 nm) Cristalino E Hamorto od id Blocklets “ defeituosos



Amilopectina



(B)



em dias longos (dia de 18 h/noite de 6 h), mas, em ambos os casos, o amido transitório é consumido ao amanhecer. Nas seções a seguir, serão considerados os processos dos cloroplastos associados ao acúmulo diurno e à degradação noturna do amido. O estroma do cloroplasto acumula amido como grânulos insolúveis durante o dia O amido, assim como o glicogênio, é um polissacarídeo complexo construído a partir de um único monossacarídeo — glicose — que consiste em dois componentes principais, amilopectina e amilose (Figura 8.15A). As unidades a-D-glicosil associam-se em longas cadeias lineares ligadas por ligações glicosídicas a-D-1,4 onde ligações glicosídicas a-D-1,6 são formadas como pontos de ramificação. A contribuição das ligações glicosídicas a-D-1,6 ao total de ligações é menor na amilose (menos de 1%) do que na amilopectina (cerca de 5-6%); assim, a primeira é essencialmente linear, e a última é ramificada. O peso molecular da amilose (500-20.000 unidades de glicose) é menor do que o da amilopectina (cerca de 10º unidades de glicose). A estrutura, o tamanho e as proporções da amilose e da amilopectina no grânulo de amido variam entre as espécies de plantas. Os cloroplastos armazenam grandes quantidades de carbono reduzido sem alterar o equilíbrio osmótico da célula, mediante compactação de amilose e amilopectina em grânulos insolúveis de amido (Figura 8.15B) (Tópico 8.13 na internet). O conteúdo de amilose e a razão entre Figura 8.15 Composição e estrutura do grânulo de amido. (A) O amido é composto de amilose e amilopectina. Unidades de glicose estão ligadas quase exclusivamente por ligações glicosídicas a-D-1,4 na amilose. A amilopectina também contém cadeias de glicose ligadas na a-D-1,4 (resíduos de glicose 6 $<$ nm $<$ 100), mas estas são intercaladas com ligações glicosídicas a-D-1,6 (pontos de ramificação), que dão uma estrutura do tipo árvore à macromolécula. (B) Camadas concêntricas do grânulo de amido são reveladas por microscopia de luz de secções coradas com iodo do amido de sementes de ervilha. O iodo reage principalmente com a amilose. (C) Quatro níveis de organização compõem o grânulo de amido: o cluster de moléculas de amilopectina (0,1-1 nm), a lamela (cerca de 10 nm), o blocklet (20-250 nm) e o grânulo completo ($>$ 1.000 nm). Moléculas de amilopectina estão intimamente arranjadas com outras moléculas de amilopectina, formando aglomerados de hélices duplas. A lamela cristalina é criada pela

associação de hélices duplas de amilopectina intercaladas com regiões amorfas. O blocklet é a agregação ordenada de várias lamelas cristalino-amorfas em uma estrutura assimétrica com uma razão axial de 3:1 (chamadas “blocklets normais”). Amilose e outros materiais (p. ex., água, lipídeos) perturbam a formação regular de b/ocklets, introduzindo “defeitos” (chamados “blocklets defeituosos”). A agregação ordenada de blocklets normais e defeituosos forma os anéis concêntricos de envoltórios duros (cristalinos) e macios (semicristalinos) no grânulo de amido. (B de Ridout et al., 2003.) 233 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação cadeias ramificadas longas e curtas na amilopectina regulam a estrutura e o tamanho do grânulo de amido. Além disso, a associação dos componentes do estroma (monoésteres de fosfato, lipídeos, fosfolipídeos e proteínas) com o grânulo também controla a arquitetura molecular (Figura 8.15C). À medida que a acumulação de grânulos de amido no estroma exerce tensão sobre o envoltório, os canais iônicos percebem os estímulos mecânicos e rapidamente ajustam o volume e a forma dos cloroplastos. A flutuação de amido transitório origina-se de alterações no tamanho de um número fixo de grânulos de amido. A biossíntese de amilose e amilopectina prossegue por etapas sucessivas: iniciação, alongamento, ramificação e terminação da cadeia de polissacarídeos. Numerosos estudos têm melhorado nossa compreensão do alongamento e da ramificação, mas o conhecimento da iniciação e da terminação permanece limitado. O açúcar nucleotídeo ADP-glicose proporciona a porção glicosil para a biossíntese das ligações glicosídicas a.-D-1,4 de amilose. Embora a origem da ADP-glicose do cloroplasto seja controversa, a enzima ADP-glicose pirofosforilase (AGPase) do cloroplasto catalisa a síntese da maior parte desse precursor do amido (Figura 8.164, reação 1). O alongamento da amilose prossegue através da enzima amido sintase, que catalisa a transferência da porção glicosil da ADP-glicose para a extremidade não redutora de um a-D-1,4-glucano primer preexistente. A glicose adicionada ao glucano retém a configuração a na nova ligação glicosídica (ver Figura 8.164, reação 2). Várias isoformas de amido sintase estão localizadas no estroma solúvel e em associação com os grânulos particulados de amido (ver a seguir). Durante o processo de alongamento, as enzimas de ramificação de amido transferem um segmento de uma cadeia a-D-1,4-glucano para um carbono 6 de porções glicosil no mesmo glucano, formando uma nova ligação

glicosídica a-D-1,6 (ver Figura 8.164, reação 3). Enzimas de ramificação de amido também estão presentes em várias isoformas que diferem não só no comprimento da cadeia de glucano transferida, mas também em sua localização no estroma e nos grânulos de amido. A amilopectina aleatoriamente ramificada geralmente não se integra ao grânulo de amido. As isoamilases e a enzima dismutadora (enzima D) processam ramos inapropriadamente posicionados. As isoamilases aparam os ramos que impedem a formação de regiões cristalinas de amilopectina, e o polissacarídeo aparado pode ser integrado ao grânulo de amido (Figura 8.16B, reação 4). A enzima D recicla os oligossacarídeos residuais de volta à biossíntese de amido pela reação da glucano transferase: (Glicose), + (glicose), — (glicose) . + (glicose), m m +n=% ondemensão>3exé<4 (ver Figura 8.16B, reação 5). Os produtos dessa reação tornam-se substratos para a ação das amidos sintase e enzimas de ramificação (ver Figura 8.16B, reações 2 e 3).

Biossíntese de ADP-glicose CH,0H a (0) ADP-glicose pirofosforilase q oO +xHP: - o-CHDD + (8) OH OH Glicose-1-P ms Alongamento do amido pe CH,0H CH,0H (o) (o) OH o NH Ee oH OH E OH e ie “Primer” Ramificação do amido CH>0H CH,0H CH>0H CH,0H (o) (= O (o) (o) q-1,4 ja 0-| OH E Jn L O Enzima de ramificação CH;0H E GEE pes (6) (0/5) OH CH,0H sd (o) 04 — O OH L Jm-1 Figura 8.16 Rota de síntese do amido. A biossíntese do amido em plantas é um processo complexo que inclui a biossíntese do açúcar nucleotídeo ADP-glicose, a formação do “primer”, o alongamento do glucano ligado linearmente a-D-1,4 e a ramificação da molécula de amilose para a biossíntese de amilopectina. (A) Alongamento e ramificação do amido. (1) A primeira etapa empenhado na biossíntese do amido é a formação de ADP-glicose. A enzima ADP-glicose pirofosforilase catalisa a formação de ADP-glicose a Amido sintase solúvel CH,0H CH,0H Amido sintase — O e O ligada ao grânulo —>——» + CADP) o OH o OH o+ OH n OH L OH Jn+1 Amilose (via amido sintase ligada ao grânulo) Amilopectina (via amido sintase solúvel) CH,0H CH,0H (o) (6) OH (6) - O Jm CH,0H (o) OH partir de ATP e glicose-1-fosfato com a liberação simultânea de pirofosfato. (2) A próxima etapa na formação do amido é a adição sucessiva de porções glicosil por meio de ligações a-D-1,4 que alongam o polissacarídeo. Amidos sintase transferem a porção glicosil da ADP-glicose para a extremidade não redutora de um primer preexistente de glucano a.-D-1,4, mantendo a configuração anomérica da glicose na ligação glicosídica. A rota biossintética de formação do primer permanece indefinível. As múltiplas isoformas da amido

235 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação (B) Polissacarídeo hidrossolúvel ADP-glicose [Gle(a-1,4)Glcl — — Extremidade redutora |) DOODODDDDDO [2) Amido sintase ligada ao grânulo Amido sintase solúvel ir 0000000000 ADP Polissacarídeo hidrossolúvel [Gle(o-1,4)GIc], + 1 0000000000 0000D000—S > 0000000000000 UODODODDODO [3) Enzimas de ramificação | Isoamilases e . ; Pululanases Biossíntese de amilopectina PA)

236 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo A degradação do amido à noite requer a fosforilação da amilopectina Abordagens moleculares criativas para a construção de plantas transgênicas, análises bioquímicas e informações de sequências genômicas têm concebido uma nova imagem da rota envolvida na degradação noturna do amido transitório (Figura 8.17). Durante a noite, o amido tem de ser fosforilado para a formação de maltose, a forma predominante de carbono exportado a partir do cloroplasto para o citosol. A glucano-água diquinase e a fosfoglucano-água diquinase incorporam grupos fosforil no amido transitório. Ao contrário da maioria das quinases, a glucano-água diquinase libera fosfato inorgânico e transfere o B-fosfato do ATP (indicado por um P azul (B) Fosfoglucano-água diquinase Grânulo de amido Enzimas na equação a seguir) ao carbono 6 das porções glicosil da amilopectina: Adenosina-P-P-P (ATP) + (glucano) -O-H + H,O > adenosina-P (AMP) + (glucano)-O-P + P, Embora os grupos fosforil ocorram com pouca frequência no amido das folhas (1 grupo fosforil para cada 2.000 resíduos de glicosil em Arabidopsis), as atividades diminuídas de glucano-água diquinase em plantas transgênicas reduzem a degradação do amido. Como consequência, o conteúdo de amido em folhas maduras de linhas transgênicas de Arabidopsis (chamado excesso de amido 1, ou sex1) é até sete vezes maior do que em folhas do tipo selvagem. Processos dependentes de tiorredoxina reguCiclo oxidativo da pentose fosfato | E O... Triose Glicose-6-fosfato aca fosfato : fosfato ; Glicose-1-fosfato --=---" df : Glucano fosforilase é Hexoses fosfato desramificadoras Glucano a-D-1,4-ramificado Glucano a-D-1,4-linear Enzima D . Glicose N a do cloroplasto B-amilase nd Maltotriose Citosol Figura 8.17 . Degradação noturna do amido em folhas de Arabidopsis. A liberação de glucanos solúveis do grânulo de amido durante a noite requer a fosforilação a priori do polissacarídeo via glucano-água diguinase e fosfoglucano-água diquinase. Nesse estágio, as enzimas desramificadoras transformam o amido ramificado em glucanos lineares, que, por sua vez, podem ser convertidos em maltose via B-amilose catalisada pela B-amilase do cloroplasto. A maltotriose residual é transformada em maltopentaose e glicose pela enzima D. A maltopentaose produzida é adequada para a hidrólise pela B-amilase do cloroplasto, enquanto a glicose pode ser exportada para o citosol. Em condições de estresse, a clivagem Maltose p ——

> > >— Hexoquinase Maltose Glicose =— Heteroglicano Transglicosidase fosforolítica dos glucanos a-D-1,4 catalisados pela glucano fosforilase do cloroplasto produz glicose-1-fosfato, que pode ser clivada a triose fosfato e trocada por fosfato ou incorporada ao ciclo oxidativo das pentoses fosfato. Dois transportadores no envoltório do cloroplasto, um para maltose e outro para glicose, facilitam o fluxo de produtos da degradação do amido para o citosol. A utilização de maltose no citosol da folha prossegue via uma transglicosidase que transfere uma porção glicosil a um heteroglicano e simultaneamente libera uma molécula de glicose. A glicose citosólica pode ser fosforilada pela hexoquinase a glicose-6-fosfato para incorporação ao pool de hexoses fosfato.

lam (1) a atividade catalítica e (2) a distribuição da enzima entre o estroma e o grânulo de amido. As plantas terrestres contêm uma segunda enzima, fosfoglucano-água diquinase, que catalisa uma reação semelhante à glucano-água diquinase, mas requer estritamente um glicano fosforilado como substrato. A glucano-água diquinase adiciona o B-fosfato do ATP ao carbono 3 de porções glicosil da amilopectina e libera fosfato inorgãnico (ver Figura 8.17): Adenosina-P-P-P (ATP) + [P-glucano] -O-H + HO — adenosina-P (AMP) + [P-glucano] -O-P + P, Mutantes que não possuem a fosfoglucano-água diquinase também contêm níveis aumentados de amido, porém de modo diferente dos mutantes sex1, não exibem um conteúdo alterado de amilopectina fosforilada. A exportação de maltose prevalece na decomposição noturna do amido transitório Dois mecanismos realizam a clivagem da ligação glicosídica a-D-1,4 do amido fosforilado (ver Figura 8.17). 1. Hidrólise catalisada pelas amilases: [Glicose], + H,O — [glicose], , + [glicose] [a-amilase] m [Glicose], + H,O > linear [glicose], » + maltose [B-amilase] 2. Fosforólise, catalisada por a-glucanos fosforilase: [Glicose], + P, — [glicose], , + glicose-1-fosfato Como a maltose é o principal produto de decomposição do amido que cloroplastos exportam para o citoplasma durante a noite, B-amilases formam o dissacarídeo pela ação sobre o grânulo de amido ou em oligossacarídeos liberados a partir do grânulo por a-amilases. No entanto, nem o-amilases nem B-amilases hidrolisam a ligação glicosídica a-D-1,6 que constitui 4 a 5% das ligações glicosídicas em amilopectina (ver Figura 8.17). Duas enzimas desramificadoras, pululanase (dextrinase limite) e isoamilase, são essenciais para a decomposição total dos grânulos de amido em glucanos lineares (ver Figura 8.17). Os glucanos lineares fornecidos pelas pululanases e isoamilases são degradados ainda mais durante a noite pela B-amilase do cloroplasto. A produção de maltose conduz inevitavelmente à formação de baixas quantidades de maltotriose, porque a ação exaustiva da B-amilase não pode continuar a processar o trissacarídeo (ver Figura 8.17). A enzima D catalisa a seguinte transformação: 2 [glicose], — [glicose]; + glicose (maltotriose) (maltopentaose) A formação de maltopentaose, que é processada por B-amilases, e a exportação de glicose para o citosol, por meio do transportador de glicose na membrana interna do 237 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação cloroplasto,

impedem a acumulação da maltotriose à medida que o amido é decomposto durante a noite. O transportador de maltose, uma proteína da membrana interna do cloroplasto, transporta maltose seletivamente através do envoltório. A utilização de maltose no citosol da folha segue uma rota bioquímica não suspeitada antes do advento de plantas transgênicas. As linhas transgênicas desprovidas de uma transglicosidase citosólica degradam mal o amido e acumulam maltose em níveis muito mais elevados do que em plantas de tipo selvagem. A reação de transglicosilação catalisada por essa enzima transfere uma porção glicosil da maltose para heteroglicanos citosólicos constituídos de arabinose, galactose e glicose [(heteroglicanos) + maltose — (heteroglicanos)-glicose + glicose]. A fosforilação da glicose restante pela hexoquinase adiciona glicose-6-fosfato ao pool de hexose fosfato para a conversão à sacarose. A síntese e a degradação do grânulo de amido são reguladas por múltiplos mecanismos Numerosos mecanismos regulam a atividade de enzimas envolvidas no metabolismo do amido. CONTROLE REDOX A importância das condições de redução e oxidação no controle da degradação do amido vem de experimentos bioquímicos (AGPase, glucano-água diquinase, fosfoglucano fosfatase e B-amilase 1) e potenciais alvos de tiorredoxina em triagens proteômicas (B-amilase, o-glucano - fosforilase, translocador de ADP-glicose e a enzima ramificadora de amido Ia). FOSFORILAÇÃO DE PROTEÍNAS A resposta rápida é a característica distintiva da sinalização por fosforilação de proteínas. No plastídio, quinases proteicas específicas catalisam a transferência do y-fosfato do ATP para aminoácidos específicos (geralmente serina, treonina e tirosina) de enzimas relacionadas com o metabolismo do amido (fosfoglicoisomerase, fosfoglicomutase, AGPase, glucano-água diquinase, transglicosidase [dpe2], a-amilase 3, B-amilases, dextrinase limite, enzimas ramificadoras de amido, amidos sintase, amido sintase ligada ao grânulo, o-glucano fosforilase, transportador de glicose e transportador de maltose). O papel fisiológico dessas fosforilações é desconhecido. FORMAÇÃO DE COMPLEXOS COM PROTEÍNAS Muitas enzimas envolvidas na formação do grânulo (sintases de amido solúveis e ligadas aos grânulos, a-amilases e glucano-água diquinase) ligam-se a proteínas de suporte que possuem domínios de ligação de amido. A formação desses heterocomplexos altera marcadamente a atividade das enzimas. EFETORES ALOSTÉRICOS (METABÓLITOS DE BAIXO

PESO MOLECULAR) Moléculas pequenas interagem com sítios de enzimas distais ao sítio ativo e, assim, perturbam a atividade catalítica ao longo de uma distância — isto é, têm um efeito alostérico. Dessa forma, metabólitos

238 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo de baixo peso molecular participam ativamente na síntese de amido. Por exemplo, o dissacarídeo trealose [a.-D-Glie(151)-a-D-Glic] não se acumula muito na grande maioria das plantas, mas a trealose-6-fosfato aumenta significativamente a ativação redutiva da ADP-glicose pirofosforilase. Biossíntese da sacarose e sinalização A produção de sacarose no citosol da folha, acoplada ao carregamento e à translocação no floema, assegura um fornecimento adequado de carboidratos para o desenvolvimento ótimo da planta. Além disso, a sacarose participa do status de carbono e energia dos tecidos que sustentam a assimilação autotrófica (folhas) para os compartimentos que realizam o consumo heterotrófico (p. ex., raízes, Citosol cHo CHOH CH,OP Gliceraldeído- Di-h -3-fosfato Trioses fosfato (6.2) Trioses fosfato P, |s Pp. POH;C o. OH À (6.4) A HO CH,O0P OH Frutose-1,6- (6.54) -bifosfato a CAD) 0H OH Frutose-2,6-bifosfato (6.6) (6.50) Es Ei POH,;C Oo, CH,0H PSU 7) RSI 8) oH OP Frutose-6- Glicose-6- Glicose-1-fosfato -fosfato -fosfato Pool de hexoses fosfato pirofosfato como substrato. Segundo, a frutose-6-fosfato 2-quinase catalisa a fosforilação dependente de ATP da frutose-6-fosfato a frutose-2,6-bifosfato; por sua vez, a frutose-2,6-bifosfato fosfatase catalisa a hidrólise da frutose-2,6-bifosfato, liberando o grupo fosforil e novamente produzindo frutose-6-fosfato. Terceiro, a hexose fosfato isomerase e a glicose-6-fosfato isomerase, respectivamente, favorecem a isomerização da frutose-6-fosfato a glicose-6-fosfato e da glicose-6-fosfato a glicose-1-fosfato. Coletivamente, frutose-6-fosfato, glicose-6-fosfato e glicose-1-fosfato constituem o pool de hexoses fosfato. Ver Tabela 8.6 para uma descrição das reações numeradas.

Tabela 8.6, reação 3). Dado que a aldolase citosólica catalisa a reação de duas trioses fosfato, o K,, para esta reação é: Ko = [di-hidroxiacetona fosfato] x [gliceraldeído-3-fosfato] / [frutose-1,6-bifosfato] = [trioses fosfato]? / [frutose-1,6-bifosfato], sugerindo que a concentração de frutose-1,6-bifosfato varia exponencialmente em resposta a alterações na concentração de trioses fosfato. Assim, uma entrada constante de trioses fosfato dos cloroplastos ativos fotossinteticamente desvia a reação da aldolase no citosol de células das folhas em direção à formação de frutose-1,6-bifosfato. A reação reversa — a clivagem do aldol da frutose-1,6-bifosfato para di-hidroxiacetona fosfato e gliceraldeído-3-fosfato — tem lugar quando a proporção de frutose-1,6-bifosfato é alta em relação às trioses fosfato, por exemplo, na glicólise. A frutose-1,6-bifosfatase citosólica subsequentemente catalisa a hidrólise de frutose-1,6-bifosfato na posição do carbono 1, produzindo frutose-6-fosfato e fosfato (AG" = 16,7 kJ/mol) (ver Figura 8.18 e Tabela 8.6, reação 4). A frutose-6-fosfato citosólica pode avançar para diferentes destinos por meio de: 1. Fosforilação do carbono 1, que restaura a frutose-1,6-bifosfato catalisada por duas enzimas, fosfofrutoquinase e fosfofrutoquinase dependente de pirofosfato (ver Tabela 8.6, reações 5a e b). 2. Fosforilação do carbono 2, que produz frutose-2,6-bifosfato, catalisada por uma enzima ímpar, bifuncional exclusiva do citosol. Frutose-6-fosfato 2-quinase/frutose-2,6-bifosfato fosfatase catalisa tanto a incorporação quanto a hidrólise do grupo fosforil (ver Tabela 8.6, reação 5c e 6). 3. Isomerização, que produz glicose-6-fosfato, catalisada pela hexose fosfato isomerase (ver Tabela 8.6, reação 7). A concentração citosólica de frutose-6-fosfato é mantida próxima do equilíbrio com a glicose-6-fosfato e a glicose-1-fosfato por meio de reações prontamente reversíveis, catalisadas pela hexose fosfato isomerase (AG =8,7k)/ mol) e fosfoglicomutase (AG" = 7,3 kJ/mol) (ver Tabela 8.6, reações 7 e 8). Esses três açúcares fosfato são chamados coletivamente de hexoses fosfato (ver Figura 8.18). A frutose-2,6-bifosfato regula o pool de hexose fosfato na luz O metabólito regulador frutose-2,6-bifosfato citosólica regula a troca de trioses fosfato e fosfato para a formação do pool de hexose fosfato. Uma alta razão de trioses fosfato para fosfato no citosol, típica de folhas fotossinteticamente ativas, suprime a formação de frutose-2,6-

bifosfato, porque as trioses fosfato inibem fortemente a atividade quinase da enzima bifuncional frutose-6-fosfato 2-quinase/ frutose-2,6-bifosfato fosfatase. Por outro lado, uma baixa 239 Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação razão de trioses fosfato para fosfato, típica da fotossíntese limitada, promove a síntese de frutose-2,6-bifosfato, porque o fosfato estimula a atividade da frutose-6-fosfato 2-quinase e inibe a atividade da frutose-2,6-bifosfatase. Concentrações mais elevadas de frutose-2,6-bifosfato inibem a atividade da frutose-1,6-bifosfatase citosólica e, ao fazê-lo, esgotam o nível de hexoses fosfato do citosol. Por sua vez, a frutose-6-fosfato inibe a atividade da bifosfatase e ativa a atividade de quinase da enzima bifuncional frutose-6-fosfato 2-quinase/frutose-2,6-bifosfato fosfatase e, assim, aumenta a concentração de frutose-2,6-bifosfato. Como a frutose-2,6-bifosfato inibe a frutose-1,6-bifosfatase, a concentração de frutose-6-fosfato diminui. Assim, a frutose-2,6-bifosfato modula o pool de hexoses fosfato em resposta não só à fotossíntese, mas também às demandas do próprio pool de hexose fosfato citosólico. A sacarose é continuamente sintetizada no citosol O fotossintato produzido nas folhas é transportado, principalmente como sacarose, aos meristemas e órgãos em desenvolvimento, como folhas em crescimento, raízes, flores, frutos e sementes (ver Figura 8.14). A concentração de sacarose no citosol das folhas depende de dois processos: 1. Importação de carbono, que transporta trioses fosfato diurnas e maltose noturna do cloroplasto ao citosol das folhas para a síntese de sacarose. 2. Exportação de carbono das folhas, que transfere a sacarose do citosol da folha aos outros tecidos para as demandas de energia e a síntese de polissacarídeos. O fracionamento celular, a separação física de organelas para análise de suas atividades enzimáticas intrínsecas, tem mostrado que a sacarose é sintetizada no citoplasma a partir do pool de hexose fosfato, como representado na Figura 8.19, utilizando as reações descritas na Tabela 8.6. A conversão de hexose em nucleotídeos de açúcar precede a formação de sacarose. No citosol, glicose-1-fosfato reage com UTP para produzir UDP-glicose e pirofosfato, em uma reação catalisada pela UDP-glicose pirofosforilase (ver Tabela 8.6, reação 9). Duas reações consecutivas completam a síntese da sacarose a partir da UDP-glicose. A sacarose-6! fosfato sintase (o sobrescrito F indica que a sacarose é fosforilada no carbono 6 da porção de frutose) primeiro catalisa a formação de sacarose 6! -

fosfato a partir de sacarose-6-fosfato e UDP-glicose (ver Tabela 8.6, reação 10). Subsequentemente, sacarose-6! fosfato fosfatase libera fosfato inorgânico a partir de sacarose-6"-fosfato, produzindo sacarose (ver Tabela 8.6, reação 11). A formação reversível de sacarose-6" fosfato (AG” = -5,7 kJ/mol), seguida de sua hidrólise irreversível (AG = —16,5 kJ/mol), torna a síntese de sacarose essencialmente

240 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo Sacarose-6"O fosfato sintase Sacarose-6!-fosfato (inativa) sintase fosfatase Sacarose-6"Mom fosfato POH>C sintase o MR O-UDP Peron U a icose Frutose-6-fosfato e UTP + glicose-1-P Figura 8.19 Síntese de sacarose. A sacarose-6"-fosfato sintetase catalisa a transferência da porção glicosil da UDP-glicose para frutose-6-fosfato, produzindo sacarose-6'-fosfato. A desfosforilação da sacarose-6'-fosfato pela enzima sacarose-6"-fosfato-fosfatase libera o dissacarídeo sacarose. Modificações pós-tradução (via fosforilação-desfosforilação) e interações não covalentes (via efetores alostéricos) regulam a atividade da sacarose-6"-fosfato sintase. A fosforilação de um resíduo de serina específico na enzima pela ação em concerto de ATP e de uma quinase específica, SnRK1, produz uma enzima inativa. A liberação do fosfato da sacarose-6!-fosfato-sintase fosforilada por uma sacarose-6" -fosfato-sintase-fosfatase específica recupera a atividade basal. (A notação 6” na sacarose-6'-fosfato indica que essa sacarose é fosforilada no carbono 6 da porção frutose.) Ver Tabela 8.6 para a descrição das reações numeradas. irreversível in vivo. Além disso, a associação dessas enzimas em complexos macromoleculares facilita a transferência direta de sacarose-6"-fosfato para sacarose-6!-fosfato fosfatase, sem se misturar com outros metabólitos. A sacarose-6"-fosfato sintase é regulada por modificações pós-tradução (fosforilação de proteínas) e metabólitos (controle alostérico) (ver Figura 8.19). No escuro, a fosforilação de sacarose-6!-fosfato sintase por uma quinase específica reduz sua atividade catalítica. A quinase, SnRK1 (sucrose non-fermenting-1-related protein kinase), é um centro dentro de uma rede de rotas de sinalização que fosforila e inativa outras enzimas (nitrato redutase, trealose fosfato sintetase e frutose-6-fosfato 2-quinase/ frutose-2,6-bifosfato fosfatase). Na luz, a sacarose-6! -fosfato sintase inativa é ativada por desfosforilação via uma proteína fosfatase. A fosforilação de sacarose-6"-fosfato sintase também é regulada por metabólitos citosólicos: a CO 0) ÃO” 10) HOH>C O HoH>;C O OH alas + UDP (6) CH,OP OH OH OH Sacarose-6-fosfato (6.11) Sacarose €) fosfato fosfatase HOH>C HOH,C E É. OH Sacarose glicose-6-fosfato inibe a quinase SnRK1, e o fosfato inibe a fosfatase (Figura 8.20). Além de sua regulação por fosforilação-desfosforilação, a forma ativa de sacarose-6"-fosfato sintase é estimulada pela glicose-6-fosfato e inibida pelo fosfato.

Assim, os níveis aumentados de hexoses fosfato e os níveis diminuídos de fosfato no citosol, causados por altas taxas de fotossíntese, aumentam a síntese de sacarose. Por outro lado, a sacarose-6! -fosfato sintase é ineficiente quando o aumento dos níveis de fosfato no citosol, causado por taxas mais baixas de fotossíntese, diminuem as hexoses fosfato. A sacarose sintetizada no citosol das células da folha é carregada para o floema, transportada para destinos distantes e descarregada em tecidos como folhas em desenvolvimento, meristemas apicais e diferentes órgãos (caules, tubérculos, grãos). Proteínas de membrana específicas, chamadas de transportadores de sacarose, impulsionam o fluxo de massa de sacarose para partes distantes da planta. O transporte de sacarose atua combinado com outros mecanismos de sinalização — específicos de tecido e célula — como um sinal de longa distância que promove respostas de desenvolvimento pela regulação das respostas hormonais ao nível de dreno. Assim, o carregamento e o descarregamento de elemetos crivados (floema) com sacarose transmitem informação bidirecional sobre nutrientes e energia entre as folhas-fonte e os tecidos-dreno.

Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação 241
Síntese de sacarose: Efeito de Glicose-6-fosfato Sacarose-6"Fosfato Sacarose 6"-fosfato Sacarose-6"- O- sintase CADP) -fosfato E- sintase CADP) (inativa) -fosfato (inativa) sintase SnRK1 DAS fosfatase , Sacarose-6F-fosfato = ATP E O) AP E sintase (ativa) | Estimula a Inativa Inativa a sacarose-6- Inibe a sacarose-6"sacarose-6F- SnRK1 fosfato sintase -fosfato sintase -fosfato fosfatase sintase À Glicose-6-fosfato P; Aumenta a síntese Diminui a síntese de sacarose de sacarose Figura 8.20 Glicose-6-fosfato e fosfato regulam a síntese desa- se e desativa a sacarose-6"-fosfato sintase fosfatase, a enzima que carose. A glicose-6-fosfato aumenta a síntese de sacarose pela mo- converte sacarose-6'-fosfato sintase em sua forma ativa. A trandulação da atividade de duas enzimas associadas. A glicose-6-fos- sição de folhas do escuro para a luz aumenta a concentração de fato intensifica a atividade da própria sacarose-6"-fosfato sintase e | glicose-6-fosfato e simultaneamente diminui a concentração de fostambém impede a formação da forma inativa da sacarose-6"-fos-fato no citosol. Assim, o nível mais elevado de glicose-6-fosfato e o fato sintase, mediante inibição da quinase SnRK1 que fosforila e nível baixo de fosfato aumentam em conjunto a síntese de sacarose desativa a enzima. O fosfato diminui a síntese de sacarose de uma na luz. Os Xs vermelhos indicam enzimas inativas. maneira inversa. Ele inibe a atividade da sacarose-6'-fosfato sintaRESUMO A luz solar, em última análise, fornece energia para a assimilação | e CO, e O, competem nas reações de carboxilação e de oxigenade carbono inorgânico em material orgânico (autotrofia). O ciclo ção catalisadas pela rubisco (Figura 8.4). de Calvin-Benson é a rota predominante para essa conversão em — A rubisco ativase controla a atividade da rubisco em que o CO, muitos procariotos e em todas as plantas. funciona como ativador e substrato (Figura 8.5). O ciclo de Calvin-Benson * A luz regula a atividade da rubisco ativase e quatro enzimas do ciclo de Calvin-Benson via sistema ferredoxina-tiorredoxina e ale NADPH e ATP gerados pela luz nos tilacoides dos cloroplastos terações na concentração de Mg?* e pH (Figuras 8.6, 8.7). acionam a fixação endergônica de CO, atmosférico pelo ciclo de Calvin-Benson no estroma do cloroplasto (Figura 8.1). O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono e O ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono (fotorrespiração) minimiza a perda de CO, fixado mediante atividade de oxigenase da rubisco (Tabela 8.2). e O

ciclo de Calvin-Benson tem três fases: (1) carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato com CO, catalisada pela rubisco, produzindo 3-fosfoglicerato; (2) redução do 3-fosfoglicerato a trioses fosfato usando ATP e NADPH, e (3) regeneração da molécula aceptora do CO;, ribulose-1,5-bifosfato (Figuras 8.2, 8.3).

RESUMO

A luz solar, em última análise, fornece energia para a assimilação de carbono inorgânico em material orgânico (autotrofia). O ciclo de Calvin-Benson é a rota predominante para essa conversão em muitos procariotos e em todas as plantas.

O ciclo de Calvin-Benson

- NADPH e ATP gerados pela luz nos tilacoides dos cloroplastos acionam a fixação endergônica de CO_2 atmosférico pelo ciclo de Calvin-Benson no estroma do cloroplasto (**Figura 8.1**).
- O ciclo de Calvin-Benson tem três fases: (1) carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato com CO_2 catalisada pela rubisco, produzindo 3-fosfoglicerato; (2) redução do 3-fosfoglicerato a trioses fosfato usando ATP e NADPH, e (3) regeneração da molécula aceptora do CO_2, ribulose-1,5-bifosfato (**Figuras 8.2, 8.3**).
- CO_2 e O_2 competem nas reações de carboxilação e de oxigenação catalisadas pela rubisco (**Figura 8.4**).
- A rubisco ativase controla a atividade da rubisco em que o CO_2 funciona como ativador e substrato (**Figura 8.5**).
- A luz regula a atividade da rubisco ativase e quatro enzimas do ciclo de Calvin-Benson via sistema ferredoxina-tiorredoxina e alterações na concentração de Mg^{2+} e pH (**Figuras 8.6, 8.7**).

O ciclo fotossintético oxidativo C_2 do carbono

- O ciclo fotossintético oxidativo C_2 do carbono (fotorrespiração) minimiza a perda de CO_2 fixado mediante atividade de oxigenase da rubisco (**Tabela 8.2**).

242 Unidade Il e Bioquímica e Metabolismo e Cloroplastos, peroxissomos e mitocôndrias participam no movimento do carbono, do nitrogênio e dos átomos de oxigênio pela fotorrespiração (Figuras 8.8, 8.9). e As propriedades cinéticas da rubisco, a temperatura e as concentrações de CO, e O, atmosféricos controlam o equilíbrio entre o ciclo de Calvin-Benson e o ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono. e As cianobactérias têm mecanismos alternativos para recuperar os átomos de carbono do 2-fosfoglicolato para utilização no ciclo de Calvin-Benson (Figura 8.10; Tabela 8.3). Mecanismos de concentração de carbono inorgânico e As plantas terrestres têm dois mecanismos de concentração de carbono que precedem a assimilação de CO, pelo ciclo de Calvin-Benson: fixação fotossintética C, do carbono (C,) e metabolismo ácido das crassuláceas (CAM). Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: o ciclo C, do carbono * O ciclo fotossintético C, do carbono fixa o CO, atmosférico via PEPCase em esqueletos de carbono em um compartimento. Os produtos ácidos de quatro carbonos fluem para outro compartimento, onde o CO, é liberado e refixado via rubisco (Figura 8.11; Tabela 8.4). e O ciclo C, pode ser acionado por gradientes de difusão dentro de uma única célula, bem como pelos gradientes entre mesofilo e células da bainha do feixe vascular (anatomia Kranz) (Figura 8.12; Tabela 8.5). * A luz regula a atividade de enzimas-chave do ciclo C,: NADP-malato desidrogenase, PEPCase e piruvato fosfato diquinase. e O ciclo C, reduz a fotorrespiração e a perda de água em climas secos e úmidos. Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) e Em ambientes áridos, a fotossíntese CAM captura CO, atmosférico e reaproveita CO, respiratório. e O CAM geralmente está associado a características anatômicas que minimizam a perda de água. e Nas plantas CAM, a captura inicial de CO, e sua incorporação final em esqueletos de carbono estão separadas temporalmente (Figura 8.13). e Fatores genéticos e ambientais determinam a expressão CAM. Acumulação e partição de fotossintatos — amido e sacarose Na maioria das folhas, sacarose no citosol e amido nos cloroplastos são os produtos finais da assimilação fotossintética de CO, (Figura 8.14; Tabela 8.6). Durante o dia, a sacarose flui do citosol das folhas para tecidos-dreno, enquanto o amido se acumula na forma de grânulos nos cloroplastos. À noite, o conteúdo de amido dos cloroplastos cai para

fornecer esqueletos de carbono para a síntese de sacarose no citosol, com a finalidade de nutrir os tecidos heterotróficos. Formação e mobilização do amido do cloroplasto e A biossíntese de amido durante o dia prossegue por etapas sucessivas: iniciação, alongamento, ramificação e terminação da cadeia de polissacarídeo (Figuras 8.15, 8.16). e A degradação do amido durante a noite requer primeiro a fosforilação do polissacarídeo. Glucano-água diquinase e fosfoglucano-água diguinase catalisam a transferência do B-fosfato do ATP para o amido (Figura 8.17). e A degradação dos glucanos lineares por B-amilases dos cloroplastos produz maltose, que é exportada para o citosol para a síntese de sacarose. Biossintese da sacarose e sinalização e Durante o dia, a razão entre trioses fosfato e fosfato inorgânico modula a partição de carbono entre os cloroplastos e o citosol. A acumulação de trioses fosfato no citosol aumenta o pool de hexoses fosfato. Hexoses fosfato são precursores na síntese citosólica de sacarose catalisada por sacarose-6'-fosfato sintase e sacarose-6'-fosfato fosfatase (Figuras 8.18, 8.19). e Fosforilação e interações não covalentes com metabólitos regulam a atividade da sacarose-6'-fosfato sintase (Figura 8.20). e Além de fornecer carbono para o crescimento e a biossíntese de polissacarídeo, a sacarose atua como um sinal na regulação de genes que codificam enzimas, transportadores e proteínas de armazenamento.

- Cloroplastos, peroxissomos e mitocôndrias participam no movimento do carbono, do nitrogênio e dos átomos de oxigênio pela fotorrespiração (**Figuras 8.8, 8.9**).
- As propriedades cinéticas da rubisco, a temperatura e as concentrações de CO_2 e O_2 atmosféricos controlam o equilíbrio entre o ciclo de Calvin-Benson e o ciclo fotossintético oxidativo C_2 do carbono.
- As cianobactérias têm mecanismos alternativos para recuperar os átomos de carbono do 2-fosfoglicolato para utilização no ciclo de Calvin-Benson (**Figura 8.10; Tabela 8.3**).

Mecanismos de concentração de carbono inorgânico

- As plantas terrestres têm dois mecanismos de concentração de carbono que precedem a assimilação de CO_2 pelo ciclo de Calvin-Benson: fixação fotossintética C_4 do carbono (C_4) e metabolismo ácido das crassuláceas (CAM).

Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: o ciclo C_4 do carbono

- O ciclo fotossintético C_4 do carbono fixa o CO_2 atmosférico via PEPCase em esqueletos de carbono em um compartimento. Os produtos ácidos de quatro carbonos fluem para outro compartimento, onde o CO_2 é liberado e refixado via rubisco (**Figura 8.11; Tabela 8.4**).
- O ciclo C_4 pode ser acionado por gradientes de difusão dentro de uma única célula, bem como pelos gradientes entre mesofilo e células da bainha do feixe vascular (anatomia Kranz) (**Figura 8.12; Tabela 8.5**).
- A luz regula a atividade de enzimas-chave do ciclo C_4: NADP--malato desidrogenase, PEPCase e piruvato fosfato diquinase.
- O ciclo C_4 reduz a fotorrespiração e a perda de água em climas secos e úmidos.

Mecanismos de concentração de carbono inorgânico: metabolismo ácido das crassuláceas (CAM)

- Em ambientes áridos, a fotossíntese CAM captura CO_2 atmosférico e reaproveita CO_2 respiratório.
- O CAM geralmente está associado a características anatômicas que minimizam a perda de água.
- Nas plantas CAM, a captura inicial de CO_2 e sua incorporação final em esqueletos de carbono estão separadas temporalmente (**Figura 8.13**).
- Fatores genéticos e ambientais determinam a expressão CAM.

Acumulação e partição de fotossintatos – amido e sacarose

- Na maioria das folhas, sacarose no citosol e amido nos cloroplastos são os produtos finais da assimilação fotossintética de CO_2 (**Figura 8.14; Tabela 8.6**).
- Durante o dia, a sacarose flui do citosol das folhas para tecidos--dreno, enquanto o amido se acumula na forma de grânulos nos cloroplastos. À noite, o conteúdo de amido dos cloroplastos cai para fornecer esqueletos de carbono para a síntese de sacarose no citosol, com a finalidade de nutrir os tecidos heterotróficos.

Formação e mobilização do amido do cloroplasto

- A biossíntese de amido durante o dia prossegue por etapas sucessivas: iniciação, alongamento, ramificação e terminação da cadeia de polissacarídeo (**Figuras 8.15, 8.16**).
- A degradação do amido durante a noite requer primeiro a fosforilação do polissacarídeo. Glucano-água diquinase e fosfoglucano-água diquinase catalisam a transferência do β-fosfato do ATP para o amido (**Figura 8.17**).
- A degradação dos glucanos lineares por β-amilases dos cloroplastos produz maltose, que é exportada para o citosol para a síntese de sacarose.

Biossíntese da sacarose e sinalização

- Durante o dia, a razão entre trioses fosfato e fosfato inorgânico modula a partição de carbono entre os cloroplastos e o citosol. A acumulação de trioses fosfato no citosol aumenta o *pool* de hexoses fosfato. Hexoses fosfato são precursores na síntese citosólica de sacarose catalisada por sacarose-6^F-fosfato sintase e sacarose-6^F-fosfato fosfatase (**Figuras 8.18, 8.19**).
- Fosforilação e interações não covalentes com metabólitos regulam a atividade da sacarose-6^F-fosfato sintase (**Figura 8.20**).
- Além de fornecer carbono para o crescimento e a biossíntese de polissacarídeo, a sacarose atua como um sinal na regulação de genes que codificam enzimas, transportadores e proteínas de armazenamento.

Capítulo 8 e Fotossíntese: Reações de Carboxilação 243 MATERIAL DA INTERNET * Tópico 8.1 Bombas de CO, As cianobactérias contêm complexos proteicos (bombas de CO,) e complexos supramoleculares para a captura e a fixação de carbono inorgânico. e Tópico 8.2 Como foi elucidado o ciclo de Calvin-Benson Experimentos realizados na década de 1950 levaram à descoberta da rota de fixação de CO;. e Tópico 8.3 Rubisco: uma enzima modelo para o estudo da estrutura e da função Como a enzima mais abundante da Terra, a rubisco foi obtida em quantidades suficientes para elucidar sua estrutura e suas propriedades catalíticas. e Tópico 8.4 Demandas energéticas para a fotossíntese em plantas terrestres Avaliação do equilíbrio entre NADPH e ATP durante a assimilação de CO. e Tópico 8.5 Rubisco ativase A rubisco é a única entre as enzimas do ciclo de Calvin-Benson regulada por uma proteína específica, a rubisco ativase. e Tópico 8.6 Tiorredoxinas Conhecidas primeiro por regular as enzimas dos cloroplastos, as tiorredoxinas são agora conhecidas como participantes em processos de regulação em todos os tipos de células. Tópico 8.7 Operação do ciclo oxidativo fotossintético C, do carbono As enzimas do ciclo oxidativo fotossintético C, do carbono estão localizadas em três organelas diferentes. e Tópico 8.8 Dióxido de carbono: algumas propriedades físico-químicas importantes As plantas adaptaram-se às propriedades do CO, alterando as reações que catalisam sua fixação. Tópico 8.9 Três variações do metabolismo C, Certas reações da rota fotossintética C, são diferentes entre espécies vegetais. Tópico 8.10 Fotossíntese C, em célula única Alguns organismos e plantas terrestres realizam a fotossíntese C, em uma única célula. Tópico 8.11 Translocadores de fosfato do cloroplasto Translocadores de fosfato do cloroplasto são transportadores do tipo antiporte que catalisam a troca estrita 1:1 de fosfato com outros metabólitos entre o cloroplasto e o citosol. Tópico 8.12 Fotorrespiração em plantas CAM Durante o dia, o fechamento estomático e a fotossíntese em folhas CAM provocam concentrações intercelulares muito altas de oxigênio e dióxido de carbono. Essas condições incomuns propõem desafios adaptativos interessantes às folhas CAM. Tópico 8.13 Arquitetura do amido A morfologia e a composição do grânulo de amido influenciam a síntese e a degradação dos polissacarídeos. Ensaio 8.1 Modulação da fosfoenolpiruvato carboxilase nas plantas C, e CAM A enzima de

fixação de CO,, fosfoenolpiruvato carboxilase, é regulada diferentemente em espécies C,e CAM. Leituras sugeridas Balsera, M., Uberegui, E. Schiirmann, P. and Buchanan, B. B. (2014) Evolutionary development of redox regulation in chloroplasts. Antioxid. Redox Signal. 21: 1327-1355. Bordych, €, Eisenhut, M, Pick, T. R, Kuelahoglu, C., and Weber, A. P. M. (2013) Co-expression analysis as tool for the discovery of transport proteins in photorespiration. Plant Biol. 15: 686-698. Christin, P. A, Arakaki, M, Osborne, €. P, Brâutigam, A., Sage, R.F, Hibberd, J. M., Kelly, S. Covshoff, S., Wong, G.58,, Hancock, L. et al. (2014) Shared origins of a key enzyme during the evolution of C4 and CAM metabolism. J. Exp. Bot. 65: 3609-3621. Denton, A. K, Simon, R, and Weber, A. P.M. (2013) C4 photosynthesis: From evolutionary analyses to strategies for synthetic reconstruction of the trait. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 315-321. Ducat, D.C, and Silver, P. A. (2012) Improving carbon fixation pathways. Curr. Opin. Chem. Biol. 16: 337-344. Florian, A. Araújo, W. L., and Fernie, A. R. (2013) New insights into photorespiration obtained from metabolomics. Plant Biol. 15: 656-666. Hagemann, M,, Fernie, A.R, Espie, G.S., Kern, R. Eisenhut, M., Reumann, S., Bauwe, H., and Weber, A. P.M. (2013) Evolution of the biochemistry of the photorespiratory C2 cycle. Plant Biol. 15: 639-647. Henderson, J. N., Kuriata, A. M., Fromme, R, Salvucei, M. E. and Wachter, R. M. (2011) Atomic resolution X-ray structure of the substrate recognition domain of higher plant ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) activase. J. Biol. Chem. 286: 35683-35688. Hibberd, J. M. and Covshoff, S. (2010) The regulation of gene expression required for C4 photosynthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 61: 181-207. Peterhansel, C, and Offermann, S. (2012) Re-engineering of carbon fixation in plants Challenges for plant biotechnology to improve yields in a high-CO2 world. Curr. Opin. Biotechnol. 23: 204-208. Sage, R. F., Christin, P. A. and Edwards, E. J. (2011) The C4 plant lineages of planet Earth. J. Exp. Bot. 62: 3155-3169. Sage, R. F, Khoshravesh, R, and Sage, T. L. (2014) From protoKranz to C4 Kranz: Building the bridge to C4 photosynthesis. J. Exp. Bot. 65: 3341-3356. Timm, S., and Bauwe, H. (2013) The variety of photorespiratory phenotypes — Employing the current status for future research directions on photorespiration. Plant Biol. 15: 7371-747, Erb, T.J., Evans, B. S., Cho, K., Warlick, B. P, Sriram, J., Wood, B. M., Imker, H. J., Sweedler, J. V., Tabita, F.R, and Gerlt,]. A. (2012) A rubisCO-like protein links SAM metabolism

with isoprenoid biosynthesis. Nat. Chem. Biol. 8: 926-932.

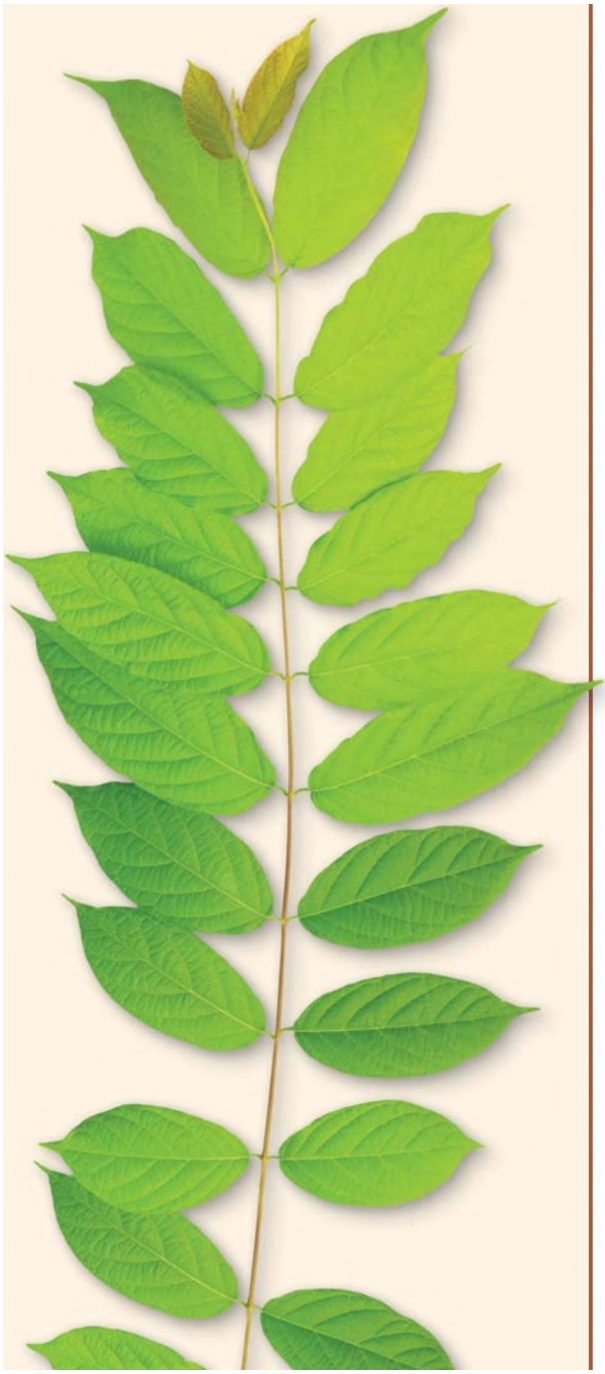
MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 8.1 Bombas de CO_2** As cianobactérias contêm complexos proteicos (bombas de CO_2) e complexos supramoleculares para a captura e a fixação de carbono inorgânico.
- **Tópico 8.2 Como foi elucidado o ciclo de Calvin-Benson** Experimentos realizados na década de 1950 levaram à descoberta da rota de fixação de CO_2.
- **Tópico 8.3 Rubisco: uma enzima modelo para o estudo da estrutura e da função** Como a enzima mais abundante da Terra, a rubisco foi obtida em quantidades suficientes para elucidar sua estrutura e suas propriedades catalíticas.
- **Tópico 8.4 Demandas energéticas para a fotossíntese em plantas terrestres** Avaliação do equilíbrio entre NADPH e ATP durante a assimilação de CO_2.
- **Tópico 8.5 Rubisco ativase** A rubisco é a única entre as enzimas do ciclo de Calvin-Benson regulada por uma proteína específica, a rubisco ativase.
- **Tópico 8.6 Tiorredoxinas** Conhecidas primeiro por regular as enzimas dos cloroplastos, as tiorredoxinas são agora conhecidas como participantes em processos de regulação em todos os tipos de células.
- **Tópico 8.7 Operação do ciclo oxidativo fotossintético C_2 do carbono** As enzimas do ciclo oxidativo fotossintético C_2 do carbono estão localizadas em três organelas diferentes.
- **Tópico 8.8 Dióxido de carbono: algumas propriedades físico-químicas importantes** As plantas adaptaram-se às propriedades do CO_2 alterando as reações que catalisam sua fixação.
- **Tópico 8.9 Três variações do metabolismo C_4** Certas reações da rota fotossintética C_4 são diferentes entre espécies vegetais.
- **Tópico 8.10 Fotossíntese C_4 em célula única** Alguns organismos e plantas terrestres realizam a fotossíntese C_4 em uma única célula.
- **Tópico 8.11 Translocadores de fosfato do cloroplasto** Translocadores de fosfato do cloroplasto são transportadores do tipo antiporte que catalisam a troca estrita 1:1 de fosfato com outros metabólitos entre o cloroplasto e o citosol.
- **Tópico 8.12 Fotorrespiração em plantas CAM** Durante o dia, o fechamento estomático e a fotossíntese em folhas CAM provocam concentrações intercelulares muito altas de oxigênio e dióxido de carbono. Essas condições incomuns propõem desafios adaptativos interessantes às folhas CAM.
- **Tópico 8.13 Arquitetura do amido** A morfologia e a composição do grânulo de amido influenciam a síntese e a degradação dos polissacarídeos.

- **Ensaio 8.1 Modulação da fosfoenolpiruvato carboxilase nas plantas C_4 e CAM** A enzima de fixação de CO_2, fosfoenolpiruvato carboxilase, é regulada diferentemente em espécies C_4 e CAM.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Fotossintese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas Á coesão da energia solar em energia química de compostos orgânicos é um processo complexo que inclui transporte de elétrons e metabolismo do carbono fotossintético (ver Capítulos 7 e 8). Este capítulo trata de algumas das respostas fotossintéticas da folha intacta a seu ambiente. As respostas fotossintéticas adicionais aos diferentes tipos de estresse são estudadas no Capítulo 24. Quando for discutida a fotossíntese neste capítulo, será referida a taxa fotossintética líquida, ou seja, a diferença entre a assimilação fotossintética de carbono e a perda de CO, via respiração mitocondrial. O impacto do ambiente sobre a fotossíntese é de interesse amplo, em especial para fisiologistas, ecólogos, biólogos evolucionistas, especialistas em mudanças climáticas e agrônomos. Do ponto de vista fisiológico, há interesse em compreender as respostas diretas da fotossíntese a fatores ambientais como luz, concentrações de CO, do ambiente e temperatura, assim como as respostas indiretas (mediadas por efeitos do controle estomático) a fatores como umidade do ar e umidade do solo. A dependência de processos fotossintéticos em relação às condições ambientais é também importante para os agrônomos, pois a produtividade vegetal e, em consequência, a produtividade das culturas agrícolas dependem muito das taxas fotossintéticas prevalecentes em um ambiente dinâmico. Para o ecólogo, a variação fotossintética entre ambientes diferentes é de grande interesse em termos de adaptação e evolução. No estudo da dependência ambiental surge uma pergunta central: como muitos fatores ambientais podem limitar a fotossíntese em determinado momento? Em 1905, o fisiologista vegetal britânico F. F. Blackman formulou uma hipótese segundo a qual, sob algumas condições especiais, a velocidade da fotossíntese é limitada pela etapa mais lenta no processo, o chamado fator limitante. A implicação dessa hipótese é que, em determinado momento, a fotossíntese pode ser limitada pela luz ou pela concentração de CO,, por exemplo, mas não por ambos os fatores. Essa hipótese tem tido uma influência marcante sobre a abordagem adotada por fisiologistas vegetais no estudo da fotossíntese, que consiste em variar um fator e manter constantes todas as demais condições ambientais. Na folha intacta, três processos



246 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo t N (A) . [89% 9:48 UBE ————Epiderme E RR —— Seus Feto io taí à! Parênquima li At: à '! Parênquima i Po esponjoso y Eni piderme es e Folha de sol Figura 9.1 Imagem ao microscópio eletrônico de varredura da anatomia foliar de uma leguminosa (Thermopsis montana) crescendo sob diferentes ambientes quanto ao fator luz. Observe que a folha de sol (A) é muito mais espessa que a folha de sombra (B) e metabólicos principais têm sido identificados como importantes para o desempenho fotossintético: * Capacidade da rubisco. * Regeneração da ribulose bifosfato (RuBP, de ribulose bisphosphate). e Metabolismo das trioses fosfato. Graham Farquhar e Tom Sharkey acrescentaram uma perspectiva fundamentalmente nova à nossa compreensão da fotossíntese, ao destacarem que se deve pensar nos controles sobre as velocidades globais da fotossíntese líquida de folhas em termos econômicos, considerando as funções de “suprimento” e “demanda” de dióxido de carbono. Os processos metabólicos referidos ocorrem nas células dos parênquimas paliçádico e esponjoso da folha (Figura 9.1). Essas atividades bioquímicas descrevem a “demanda” por CO, pelo metabolismo fotossintético nas células. Contudo, a velocidade de “suprimento” de CO, a essas células é determinada em grande parte pelas limitações da difusão resultantes da regulação estomática e subsequente resistência no mesofilo. As ações coordenadas de “demanda” pelas células fotossintetizantes e “suprimento” pelas células-guarda afetam a velocidade fotossintética foliar, medida pela absorção líquida de CO,. Nas seções seguintes, será enfocado como a variação de ocorrência natural na luz e na temperatura influencia a fotossíntese nas folhas e como elas, por sua vez, ajustam-se ou aclimatam-se a tal variação. Será analisado também como o dióxido de carbono atmosférico influencia a fotossíntese, uma consideração especialmente importante em um mundo onde as concentrações de CO, estão crescendo rapidamente, à medida que os seres humanos continuam a queimar combustíveis fósseis para produção de energia. A fotossíntese é influenciada pelas propriedades foliares A gradação desde o cloroplasto (o ponto central dos Capítulos 7 e 8) até a folha acrescenta novos níveis de complexidade à fotossíntese. Ao mesmo tempo, as propriedades estruturais e funcionais da folha possibilitam outros níveis de regulação. (B) Folha de sombra que as células do parênquima

paliçádico (colunares) são muito mais longas nas folhas que crescem à luz solar. As camadas de células do parênguima esponjoso podem ser vistas abaixo do parênquima paliçádico. (Cortesia de T. Vogelmann.) Inicialmente, é examinada a captura da luz e como a anatomia e a orientação foliares maximizam a absorção dela para a fotossíntese. A seguir, é descrito como as folhas se aclimatam a seu ambiente luminoso. Vê-se que a resposta fotossintética de folhas sob diferentes condições de luz reflete a capacidade de uma planta de crescer em ambientes luminosos distintos. Contudo, existem limites dentro dos quais a fotossíntese de uma espécie pode se aclimatar a ambientes luminosos muito diferentes. Por exemplo, em algumas situações, a fotossíntese é limitada por um suprimento inadequado de luz. Em outras situações, a absorção de luz em demasia provocaria problemas graves se mecanismos especiais não protegessem o sistema fotossintético do excesso de luminosidade. Embora as plantas possuam níveis múltiplos de controle sobre a fotossíntese, que lhes permitem crescer com êxito nos ambientes em constante mudança, existem limites para que isso seja possível. Considere as muitas maneiras nas quais as folhas são expostas a espectros (qualidades) e quantidades diferentes de luz que resultam em fotossíntese. As plantas que crescem ao ar livre são expostas à luz solar, e o espectro desse fator dependerá de onde for realizada a medição, se em plena luz do dia ou à sombra de um dossel. As plantas que crescem em ambiente fechado podem receber iluminações incandescente ou fluorescente, sendo cada uma delas diferente da luz solar. Para explicar essas diferenças em qualidade e quantidade espectrais, é necessário uniformizar o modo de medir e expressar a luz que influencia a fotossíntese. A luz que chega à planta é um fluxo, que pode ser medido em unidades de energia ou de fótons. Irradiância é o montante de energia que incide sobre um sensor plano de área conhecida, por unidade de tempo, e é expressa em watts por metro quadrado (W m”?). Lembre que o tempo (segundos) está contido no termo watt: 1 W = 1 joule ()) s1. Fluxo quântico, ou densidade de fluxo fotônico (PED, de photon flux density), é o número de quanta (quantum, no singular) incidentes que atinge a folha, expresso em moles por metro quadrado por segundo (mol m? s), onde moles se referem ao número de fótons (1 mol de luz = 6,02 x 10? fótons, número de Avogadro). As unidades de quanta e de energia para luz solar podem ser interconvertidas com re

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas Energia solar total (100%) Comprimentos de onda não absorvidos (perda de 50%) 50% Reflexão e transmissão (perda de 15%) 35% Dissipação de calor (perda de 10%) > 25% Metabolismo (perda de 20%) 5% Carboidrato lativa facilidade, desde que o comprimento de onda da luz, À, seja conhecido. A energia de um fóton está relacionada a seu comprimento de onda, conforme a equação: hc Es onde c é a velocidade da luz (3 x 10º m s)), h é a constante de Planck (6,63 x 10]s)eréo comprimento de onda da luz, em geral expresso em nanômetros (1 nm = 10 m). A partir dessa equação, é possível demonstrar que um fóton a 400 nm tem duas vezes mais energia que um fóton a 800 nm (ver Tópico 9.1 na internet). Quando se considera a fotossíntese e a luz, é apropriado expressar a luz como densidade de fluxo fotônico fotossintético (PPED, de photosynthetic photon flux density) — o fluxo de luz (em geral expresso como micromoles por metro quadrado por segundo [umol ms") dentro do espectro fotossinteticamente ativo (400-700 nm). Qual é a quantidade de luz em um dia ensolarado? Sob a luz solar direta em um dia claro, a PPFD é de cerca de 2.000 pmol m"? s! no topo do dossel de uma floresta densa, mas pode ser de apenas 10 pmol m? s"! no chão da floresta, devido à absorção de luz pelas folhas dispostas nos estratos superiores. A anatomia foliar e a estrutura do dossel maximizam a absorção da luz Em média, cerca de 340 W da energia radiante do sol alcançam cada metro quadrado da superfície da Terra. Quando essa luz solar atinge a vegetação, apenas 5% da energia são definitivamente convertidos em carboidratos pela fotossín247 Figura 9.2 Conversão da energia solar em carboidratos por uma folha. Do total de energia incidente, apenas 5% são convertidos em carboidratos. tese (Figura 9.2). O motivo dessa porcentagem tão baixa é que grande parte da luz tem um comprimento de onda demasiadamente curto ou longo para ser absorvido pelos pigmentos fotossintéticos (Figura 9.3). Além disso, da radiação fotossinteticamente ativa (400-700 nm) que incide sobre uma folha, uma porcentagem pequena é transmitida através dela e parte também é refletida a partir de sua superfície. Como a clorofila absorve fortemente nas regiões do azul e do vermelho do espectro (ver Figura 7.3), os comprimentos de onda na faixa do verde são dominantes na luz transmitida e refletida (ver Figura 9.3) — por isso a cor verde da vegetação. Por fim, uma porcentagem da

radiação fotossinteticamente ativa inicialmente absorvida pela folha é perdida pelo metabolismo e uma quantidade menor é perdida como calor (ver Capítulo 7). A anatomia da folha é altamente especializada para a absorção de luz. A camada celular mais externa, a epiderme, normalmente é transparente à luz visível e suas células com frequência são convexas. As células epidérmicas convexas podem atuar como lentes e concentrar a luz, de modo que a intensidade que atinge alguns dos cloroplastos muitas vezes pode ser maior que a intensidade da luz do ambiente. A concentração epidérmica de luz, comum em plantas herbáceas, é especialmente proeminente em plantas tropicais de sub-bosque florestal, onde os níveis de luz são muito baixos. 100 0 [e] o] VU » o E 80 ud 2 Luz refletida 5 5 o E] [to] Nn 60H 40 O 3 3 U Luz absorvida o o) D E 405 60 E (e) o o) EE Luz transmitida > S 20 80 & e o o fai] ja 0 100 400 500 600 700 800 Comprimento de onda (nm) Radiação fotossinteticamente ativa Figura 9.3 Propriedades ópticas de uma folha de feijoeiro, sendo mostradas as porcentagens de luz absorvida, refletida e transmitida, em função do comprimento de onda. A luz verde é transmitida e refletida na faixa de 500 a 600 nm, conferindo cor verde às folhas. Observe que a maior parte da luz acima de 700 nm não é absorvida pela folha. (De Smith, 1986.)

epiderme, encontram-se camadas de células fotossintetizantes que constituem o parênquima paliçádico; elas são semelhantes a pilares dispostos em colunas paralelas de uma a três camadas de profundidade (ver Figura 9.1). Algumas folhas têm várias camadas de células paliçádicas, podendo ser questionado se é eficiente para uma planta investir energia no desenvolvimento de múltiplas camadas celulares, quando o alto conteúdo de clorofila da primeira camada parece permitir pouca transmissão da luz incidente para o interior da folha. De fato, mais luz do que pode ser esperado penetra na primeira camada do tecido paliçádico, por causa do efeito peneira e da canalização da luz. O efeito peneira ocorre porque a clorofila não está distribuída uniformemente pelas células, mas, sim, confinada aos cloroplastos. Essa disposição da clorofila provoca sombreamento entre suas moléculas e cria lacunas entre os cloroplastos, onde luz é absorvida — por isso, a referência a uma peneira. Devido ao efeito peneira, a absorção total de luz por determinada quantidade de clorofila, em uma célula do parênquima paliçádico, é menor que a luz que seria absorvida pela mesma quantidade de clorofila distribuída uniformemente em uma solução. A canalização da luz ocorre quando parte da luz incidente é propagada pelos vacúolos centrais das células paliçádicas e pelos espaços intercelulares, uma disposição que facilita a transmissão da luz para o interior da folha. No interior, abaixo das camadas paliçádicas, localiza-se o parênquima esponjoso, cujas células têm formas muito irregulares e são delimitadas por grandes espaços de ar (ver Figura 9.1). Esses espaços geram muitas interfaces entre ar e água, que refletem e refratam a luz, o que torna aleatória sua direção de movimento. Esse fenômeno é denominado difusão da luz na interface. A difusão da luz é especialmente importante nas folhas, pois as reflexões múltiplas entre as interfaces célula-ar aumentam muito o comprimento do caminho de deslocamento dos fótons, ampliando, assim, a probabilidade de absorção. Na realidade, os comprimentos das trajetórias dos fótons dentro das folhas são comumente quatro vezes mais longos do que a espessura foliar. Portanto, as propriedades das células do parênquima paliçádico que permitem a passagem direta da luz e as propriedades das células do parênquima esponjoso que servem à dispersão da luz resultam em absorção de luz mais uniforme por toda a folha. Em

alguns ambientes, como os desertos, há muita luz, o que é potencialmente prejudicial à maquinaria fotossintética das folhas. Nesses ambientes, as folhas com frequência possuem características anatômicas especiais, como tricomas, glândulas de sal e cera epicuticular, que aumentam a reflexão de luz junto à superfície foliar, reduzindo, desse modo, sua absorção. Tais adaptações podem diminuir a absorção de luz em 60%, reduzindo, assim, o superaquecimento e outros problemas associados à absorção de energia solar em demasia. Considerando a planta inteira, as folhas dispostas no topo de um dossel absorvem a maior parte da luz solar e reduzem a quantidade de radiação que alcança as folhas inferiores. As folhas sombreadas por outras folhas estão expostas a níveis mais baixos de luz e a uma qualidade de luz diferente em relação às folhas acima delas e têm taxas fotossintéticas muito mais baixas. No entanto, como as camadas de uma folha individual, a estrutura da maioria das plantas, e das árvores especialmente, representa uma adaptação notável para interceptação da luz. A estrutura elaborada de ramificação de árvores aumenta bastante a intercepção da luz solar. Além disso, as folhas em níveis diferentes do dossel exibem morfologia e fisiologia variadas, o que ajuda a melhorar a captura da luz. Em consequência, pouquíssima PPFD penetra até a parte inferior do dossel; a PPFD é quase toda absorvida pelas folhas antes de alcançar o chão da floresta (Figura 9.4). A sombra profunda no chão de uma floresta, portanto, contribui para um ambiente de crescimento desafiador para as plantas. Em muitos ambientes sombrios, entretanto, as manchas de sol constituem uma característica ambiental comum que permite níveis elevados de luz em estratos profundos do dossel. Elas são porções de luz solar que passam por pequenas clareiras no dossel; à medida que o sol se desloca, as manchas de sol se movem pelas folhas normalmente sombreadas. A despeito da natureza curta e efêmera das manchas de sol, seus fótons constituem quase 50% da energia luminosa total disponível durante o dia. Em uma floresta densa, as manchas de sol podem alterar a luz solar que atinge uma folha de sombra em mais de dez vezes por segundo. Essa energia fundamental está disponível por apenas alguns minutes, em uma quantidade muito alta. Muitas espécies de sombra profunda submetidas a manchas A Vapor de H,0 Luz do dia [4] 2 5 [8º] E 2 Dossel fail jam Vermelho Vermelho-distante l l 400 500 600 700 800 Comprimento de onda (nm) Radiação fotossinteticamente ativa

Figura 9.4 Distribuição espectral relativa da luz solar no topo de um dossel e sob ele. A maior parte da radiação fotossinteticamente ativa é absorvida pelas folhas do dossel. (De Smith, 1994.)

 de sol possuem mecanismos fisiológicos para tirar proveito da ocorrência desse pulso de luz. As manchas de sol também exercem um papel no metabolismo do carbono de lavouras densamente cultivadas, em que as folhas inferiores da planta são sombreadas pelas folhas superiores. O ângulo e o movimento da folha podem controlar a absorção da luz O ângulo da folha em relação ao sol determina a quantidade de luz solar incidente sobre ela. A luz solar incidente pode atingir uma superfície foliar plana em diversos ângulos, dependendo do período do dia e da orientação da folha. A radiação incidente máxima ocorre quando a luz solar atinge uma folha perpendicular à sua superfície. Quando os raios de luz desviam da perpendicular, no entanto, a luz solar incidente sobre uma folha é proporcional ao ângulo em que os raios alcançam a superfície. Sob condições naturais, as folhas expostas à luz solar plena no topo do dossel tendem a apresentar ângulos íngremes. Desse modo, uma quantidade de luz solar menor que o máximo incide sobre a lâmina foliar; isso permite que mais luz solar atravesse o dossel. Por essa razão, é comum constatar que o ângulo das folhas dentro de um dossel decresce (torna-se mais horizontal) com a profundidade crescente no dossel. Algumas folhas maximizam a absorção da luz pelo acompanhamento do sol; isto é, elas ajustam continuamente a orientação de suas lâminas, de modo a permanecerem perpendiculares aos raios solares (Figura 9.5). Muitas espécies, incluindo alfafa, algodoeiro, soja, feijoeiro e tremoço, possuem folhas capazes de acompanhar a trajetória solar. As folhas que se posicionam segundo a trajetória solar apresentam uma posição quase vertical ao nascer do sol, voltando-se para o leste. Após, as lâminas foliares começam a acompanhar o nascimento do sol, seguindo seu movimento com uma precisão de $+15^{o}$, até o crepúsculo, quando se tornam quase verticais, voltadas para o oeste. Durante a noite, as folhas assumem uma posição horizontal e se reorientam para o horizonte leste, antecipando outro nascer do sol. As folhas acompanham o sol somente em dias claros, (A) Figura 9.5 Movimento foliar em plantas que se ajustam à posição do sol. (A) Orientação foliar inicial no tremoço (Lupinus suc culentus), sem luz solar direta. (B) Orientação foliar 4 horas após exposição à luz oblíqua. As setas indicam a orientação da fonte lu249 interrompendo o movimento quando uma nuvem obscurece o

sol. No caso de uma cobertura intermitente de nuvens, algumas folhas conseguem reorientar-se rapidamente em 90º por hora, podendo, assim, ajustar-se à nova posição do sol quando este emerge por trás de uma nuvem. O ajuste das folhas à trajetória solar é uma resposta à luz azul (ver Capítulo 16), e a sensação desse tipo de luz ocorre em regiões especializadas da folha ou do caule. Em espécies de Lavatera (Malvaceae), a região fotossensível está localizada nas nervuras foliares principais ou perto delas. Porém, em muitas espécies, em especial de Fabaceae, a orientação foliar é controlada por um órgão especializado denominado pulvino, encontrado na junção entre a lâmina e o pecíolo. Nos tremoços (Lupinus, Fabaceae), por exemplo, as folhas consistem em cinco ou mais folíolos, e a região fotossensível está em um pulvino localizado na parte basal de cada folíolo (ver Figura 9.5). O pulvino contém células motoras que mudam seu potencial osmótico e geram forças mecânicas determinantes da orientação laminar. Em outras espécies, a orientação foliar é controlada por pequenas mudanças mecânicas ao longo do pecíolo e por movimentos das partes mais jovens do caule. Heliotropismo é outro termo empregado para descrever a orientação foliar pelo acompanhamento do sol. As folhas que maximizam a interceptação da luz mediante ajuste à trajetória do sol são referidas como dia-heliotrópicas. Algumas espécies que ajustam sua posição de acordo com a trajetória do sol podem também mover suas folhas de modo a evitar a exposição total à luz solar, minimizando, assim, o aquecimento e a perda de água. Essas folhas que evitam o sol são chamadas de para-heliotrópicas. Algumas espécies vegetais, como a soja, possuem folhas que podem exibir movimentos dia-heliotrópicos, quando bem hidratadas, e movimentos para-heliotrópicos, quando submetidas ao estresse hídrico. As folhas aclimatam-se a ambientes ensolarados e sombrios Aclimatação é um processo de desenvolvimento em que as folhas expressam um conjunto de ajustes bioquímicos e morfológicos apropriados ao ambiente particular no qual elas esminosa. O movimento é gerado por intumescência assimétrica de um pulvino, encontrado na junção da lâmina com o pecíolo. Em condições naturais, as folhas acompanham a trajetória do sol. (De Vogelmann e Bjórn, 1983; cortesia de T. Vogelmann.)

 tão expostas. A aclimatação pode ocorrer em folhas maduras e naquelas em desenvolvimento recente. Plasticidade é o termo utilizado para definir em que extensão o ajuste pode ocorrer. Muitas espécies vegetais têm suficiente plasticidade de desenvolvimento para responder a uma gama de regimes de luz, crescendo como plantas de sol em áreas ensolaradas e como plantas de sombra em hábitats sombrios. A capacidade de aclimatar-se é importante, visto que os hábitats sombrios podem receber menos de 20% da PPFD disponível em um ambiente exposto e os hábitats profundamente sombrios recebem menos de 1% da PPFD incidente no topo do dossel. Em algumas espécies vegetais, as folhas individuais que se desenvolvem em ambientes ensolarados ou profundamente sombrios muitas vezes são incapazes de persistir quando transferidas para outro tipo de hábitat. Em tais casos, a folha madura abscindirá e uma folha nova se desenvolverá mais bem ajustada ao novo ambiente. Isso pode ser observado se uma planta desenvolvida em ambiente fechado for transferida para o ar livre; se ela for o tipo apropriado de planta, será desenvolvido um novo conjunto de folhas mais adequadas à luz solar elevada. Contudo, algumas espécies vegetais não são capazes de se aclimatar quando transferidas de um ambiente ensolarado para um sombrio ou vice-versa. A falta de aclimatação indica que essas espécies são especializadas para um ambiente ensolarado ou um ambiente sombrio. Quando plantas adaptadas a situações de sombra profunda são transferidas para um ambiente com luz solar plena, as folhas sofrem de fotoinibição crônica, descoloração e finalmente morrem. A fotoinibição será discutida mais adiante neste capítulo. As folhas de sol e as folhas de sombra têm características bioquímicas e morfológicas contrastantes: * As folhas de sombra aumentam a captura de luz por terem mais clorofila total por centro de reação, razão mais alta entre clorofila b e clorofila a e lâminas geralmente mais finas do que as das folhas de sol. * As folhas de sol aumentam a assimilação de CO, por terem mais rubisco e conseguem dissipar o excesso de energia luminosa por terem um grande pool de componentes do ciclo da xantofila (ver Capítulo 7). Morfologicamente, essas folhas são mais espessas e têm camada paliçádica mais espessa em relação às folhas de sombra (ver Figura 9.1). Essas modificações morfológicas e bioquímicas estão associadas a respostas específicas de aclimatação à quantidade de

luz solar no hábitat da planta, mas a qualidade da luz também pode influenciar tais respostas. Por exemplo, a luz vermelho-distante, que é absorvida principalmente pelo fotossistema 1 (PSI, de photosystem 1), é proporcionalmente mais abundante nos hábitats sombrios do que nos ensolarados (ver Capítulo 18). Para equilibrar melhor o fluxo de energia através de PSIl e PSI, a resposta adaptativa de algumas plantas de sombra é produzir uma razão mais alta entre os centros de reação de PSII e PSI em comparação com a encontrada em plantas de sol. Outras plantas de sombra, em vez de alterar a razão entre os centros de reação de PSII e PSI, adicionam mais clorofila de antenas ao PSII para aumentar a absorção por esse fotossistema. Essas mudanças parecem intensificar a absorção de luz e a transferência de energia em ambientes sombrios. Efeitos da luz na fotossíntese na folha intacta A luz é um recurso fundamental que limita o crescimento vegetal, mas eventualmente as folhas podem ser expostas à luz em demasia, em vez de à escassez de luz. Nesta seção, são descritas as típicas respostas fotossintéticas à luz, medidas pelas curvas de resposta à luz. Consideram-se, também, que características de uma curva de resposta à luz podem ajudar a explicar as propriedades fisiológicas contrastantes entre plantas de sol e de sombra, bem como entre espécies C, e €,. A seção é concluída com descrições de como as folhas respondem ao excesso de luz. As curvas de resposta à luz revelam propriedades fotossintéticas A medição da fixação líquida de CO, em folhas intactas, por níveis variados de PPFD, gera curvas de resposta à luz (Figura 9.6). Próximo do escuro, há pouca assimilação de 25 Limitada pela luz Limitada pela carboxilação 20 H€ e I I 15 je 10 Inclinação inicial = Produtividade quântica 5 = Ponto de compensação da luz (absorção de CO; = liberação de CO) 0 RR A e sds A Taxa de respiração no escuro -s Ea Assimilação fotossintética de CO > (umol m2 st) I I | | 0 200 400 600 800 PPFD (umol m251)] 1000 Figura 9.6 Resposta fotossintética à luz em uma espécie C.. No escuro, a respiração causa um efluxo líquido de CO, oriundo da planta. O ponto de compensação da luz é alcançado quando a assimilação fotossintética de CO, se iguala à quantidade de CO, liberada pela respiração. Aumentando a luz acima do ponto de compensação, a fotossíntese eleva-se proporcionalmente, indicando que ela é limitada pela taxa de transporte de elétrons, a qual, por sua vez, é limitada pela quantidade de luz disponível. Essa porção da curva é referida como limitada pela luz. Outros aumentos

na fotossíntese são posteriormente limitados pela capacidade de carboxilação da rubisco ou pelo metabolismo das trioses fosfato. Essa parte da curva é referida como limitada pela carboxilação.

 carbono, mas, como a respiração mitocondrial continua, o CO, é emitido pela planta (ver Capítulo 12). A absorção de CO, é negativa nessa parte da curva de resposta à luz. Sob níveis mais altos de PPFD, a assimilação fotossintética de CO, finalmente alcança um ponto em que a absorção e a liberação de CO, são exatamente equilibradas. Isso é denominado ponto de compensação da luz. A PPFD em que diferentes folhas alcançam o ponto de compensação da luz pode variar entre as espécies e com as condições de desenvolvimento. Uma das diferenças mais interessantes é encontrada entre espécies que normalmente crescem sob luz solar plena e aquelas que crescem à sombra (Figura 9.7). Os pontos de compensação da luz de espécies de sol variam de 10 a 20 pmol m? s”!, enquanto os valores correspondentes de espécies de sombra são de 1 a 5 pmolm? 5”. Por que os pontos de compensação da luz são mais baixos para espécies de sombra? Geralmente, isso acontece porque as taxas de respiração são baixas em espécies de sombra; portanto apenas uma pequena taxa fotossintética líquida é necessária para levar a zero as taxas líquidas de troca de CO,. As taxas de respiração baixas permitem às espécies de sombra sobreviver em ambientes com limitação de luz, por sua capacidade de atingir taxas de absorção de CO, positivas, em valores mais baixos de PPFD do que as espécies de sol. Uma relação linear entre a PPFD e a taxa fotossintética persiste em níveis luminosos acima do ponto de 32 m 28 Atriplex triangularis (espécie de sol) Asarum caudatum Assimilação fotossintética de CO; (umol m2 s1) e (espécie de sombra) 4 o Essa E ae —4 | I | I] (0) 400 800 1200 1600 2000 PPFD (umol m2571) Figura 9.7 Curvas de resposta à luz da fixação fotossintética de carbono em espécies de sol e de sombra. Armole triangular (Atriplex triangularis) é uma espécie de sol, e o gengibre-selvagem (Asarum caudatum) é uma espécie de sombra. As espécies de sombra em geral têm ponto de compensação da luz baixo e taxas fotossintéticas máximas mais baixas, quando comparadas às espécies de sol. A linha vermelha tracejada foi extrapolada da parte medida da curva. (De Harvey, 1979.) 251 compensação da luz (ver Figura 9.6). Em toda essa porção linear da curva de resposta à luz, a fotossíntese é limitada pela luz; mais luz estimula proporcionalmente mais fotossíntese. Quando corrigida para absorção de luz, a inclinação dessa porção linear da curva

proporciona a produtividade quântica máxima de fotossíntese para a folha. Folhas de espécies de sol e de sombra exibem produtividades quânticas muito similares, a despeito de seus hábitats de crescimento diferentes. Isso acontece porque os processos bioquímicos básicos que determinam a produtividade quântica são os mesmos para esses dois tipos de espécies. Contudo, a produtividade quântica pode variar entre espécies com rotas fotossintéticas distintas. A produtividade quântica é a razão entre determinado produto dependente de luz e o número de fótons absorvidos (ver Equação 7.5). A produtividade quântica fotossintética pode ser expressa sobre uma base de CO, ou uma de O,; conforme explicado no Capítulo 7, a produtividade quântica da fotoquímica é de cerca de 0,95. Contudo, a produtividade quântica fotossintética máxima de um processo integrado como a fotossíntese é mais baixa que a produtividade teórica, quando medida em cloroplastos (organelas) ou em folhas inteiras. Com base na bioquímica discutida no Capítulo 8, a produtividade quântica máxima teórica esperada para a fotossíntese de espécies C, é de 0,125 (uma molécula de CO, fixada por oito fótons absorvidos). Porém, nas condições atmosféricas atuais (400 ppm de CO,, 21% de O,), as produtividades quânticas, medidas para CO, de folhas C, e €,, variam de 0,05 a 0,06 mol de CO, por mol de fótons. Em espécies C,, a redução do máximo teórico é causada principalmente pela perda de energia pela fotorrespiração. Nas espécies C,, a redução é causada pelas demandas adicionais de energia do mecanismo concentrador de CO, e pelo custo potencial da refixação de CO,, que se difundiu para fora a partir do interior das células da bainha vascular. Se folhas de espécies C, forem expostas a concentrações baixas de O,, a fotorrespiração é minimizada, e a produtividade quântica máxima aumenta em cerca de 0,09 mol de CO, por mol de fótons. Por outro lado, se folhas de espécies C, forem expostas a concentrações baixas de O,, as produtividades quânticas para a fixação de CO, permanecem constantes em cerca de 0,05 a 0,6 mol de CO, por mol de fótons. Isso ocorre porque o mecanismo concentrador de carbono na fotossíntese C, elimina quase toda a liberação de CO, via fotorrespiração. Em PPFD mais alta ao longo da curva de resposta à luz, a resposta fotossintética à luz começa a estabilizar-se (ver Figuras 9.6 e 9.7) e, por fim, alcança a saturação. Além do ponto de saturação da luz, a fotossíntese líquida não aumenta mais, indicando que outros fatores

que não a luz incidente, como a taxa de transporte de elétrons, a atividade de rubisco ou o metabolismo das trioses fosfato, tornam-se limitantes à fotossíntese. Os níveis de saturação da luz para espécies de sombra são substancialmente mais baixos do que os para espécies de sol (ver Figura 9.7).

252 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo 40, Atriplex triangularis (espécie de sol) 30 Cultivada sob PPFD de 920 umol m2571 (sol) 20 10 Cultivada sob PPFD de 92 umol m2s-!(sombra) Assimilação fotossintética de CO; (umol m251) | I |] 1.000 1.500 2.000 2.500 PPFD (umol m251) | 0 500 Figura 9.8 Curva de resposta à luz da fotossíntese de uma espécie de sol cultivada sob condições de sol e de sombra. A curva superior representa uma folha de 4. triangularis submetida a uma PPFD 10 vezes maior do que a da curva inferior. Na planta sob níveis de luz mais baixos, a fotossíntese satura a uma PPFD substancialmente mais baixa, indicando que as propriedades fotossintéticas de uma folha dependem de suas condições de crescimento. A linha vermelha tracejada foi extrapolada da parte medida da curva. (De Bjórkman, 1981.) Isso vale também para folhas da mesma planta, quando cultivada ao sol versus sombra (Figura 9.8). Esses níveis em geral refletem a PPFD máxima à qual a folha foi exposta durante o crescimento. A curva de resposta à luz da maioria das folhas satura entre 500 e 1.000 mol m?? s!, bem abaixo da luz solar plena (que é de cerca de 2.000 mol m? s). Uma exceção é representada pelas folhas de culturas bem fertilizadas, que, com frequência, saturam acima de 1.000 pmolm? s”*. Embora as folhas individuais raramente sejam capazes de utilizar a luz solar plena, as plantas inteiras em geral consistem em muitas folhas que fazem sombra umas para as outras. Assim, em determinado momento do dia, apenas uma pequena proporção das folhas está exposta ao sol pleno, em especial em plantas com copas densas. O resto das folhas recebe fluxos fotônicos subsaturantes oriundos de manchas solares que passam através de clareiras no dossel, luz difusa e luz transmitida por outras folhas. Uma vez que a resposta fotossintética da planta intacta é a soma da atividade fotossintética de todas as folhas, raramente a fotossíntese é saturada de luz em nível da planta inteira (Figura 9.9). Por essa razão, a produtividade de uma lavoura em geral está relacionada à quantidade total de luz recebida durante a estação de crescimento, e não à capacidade fotossintética de uma única folha. Com água 40 — bra (oa) j E 30(5) E = N 6) Ú 3 20H o) s Parte aérea E (caule e folha) E fo) o 10H s Acículas 'g, individuais E, E 4 q 0fL/-—-—-= = 0222.2222 222222 = = = ———— ' I I (0) 500 1.000 PPFD (umol m? a) Figura 9.9 Mudanças na fotossíntese (expressas sobre uma base por metro quadrado) em

acículas individuais, uma parte aérea (caule e folhas) complexa e um dossel de uma floresta de espruce (Picea sitchensis), em função da PPFD. As partes aéreas complexas consistem em agrupamentos de acículas em que muitas vezes uns sombreiam outros, similar à situação em um dossel, onde os ramos frequentemente fazem sombra para outros ramos. Como consequência do sombreamento, são necessários níveis de PPFD muito mais altos para saturar a fotossíntese. A porção tracejada da linha do dossel foi extrapolada da parte medida da curva. (De Jarvis e Leverenz, 1983.) e nutrientes suficientes, quanto mais luz a lavoura receber, mais alta é a biomassa produzida. As folhas precisam dissipar o excesso de energia luminosa Quando expostas ao excesso de luz, as folhas precisam dissipar o excedente de energia luminosa absorvido, para impedir dano ao aparelho fotossintético (Figura 9.10). Existem várias rotas de dissipação de energia que envolvem o quenching não fotoquímico (ver Capítulo 7), o quenching da fluorescência da clorofila por mecanismos que não os fotoquímicos. O exemplo mais importante envolve a transferência de energia luminosa absorvida para longe do transporte de elétrons voltado para a produção de calor. Embora os mecanismos moleculares ainda não sejam totalmente compreendidos, o ciclo das xantofilas parece ser um caminho importante para dissipação do excesso de energia luminosa (ver Ensaio 9.1 na internet). CICLO DAS XANTOFILAS O ciclo das xantofilas, que compreende os três carotenoides (violaxantina, anteraxantina e zeaxantina), demonstra uma capacidade de dissipar o excesso de energia luminosa na folha (ver Figura 7.33). Sob luminosidade alta, a violaxantina é convertida em anteraxantina e depois em zeaxantina. Os dois anéis aromá

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas 70 ED (e) N. 60F A Ed E eaá AR É sof pe da é a E) 40 q g | D 30h pi Excesso E dd de energia 2 pru luminosa » 20F- A e JA o pe > 10b . s E “Evolução fotossintética à de oxigênio I I I] 0 200 400 600 PPFD (umol m2571) ticos de violaxantina têm um átomo de oxigênio ligado. Na anteraxantina, apenas um dos dois anéis tem um oxigênio ligado, e na zeaxantina, nenhum dos dois. Das três xantofilas, a zeaxantina é a mais eficaz na dissipação do calor, e a anteraxantina apresenta apenas a metade da eficácia. Enquanto os níveis de anteraxantina permanecem relativamente constantes durante o dia, o conteúdo de zeaxantina aumenta sob PPFD alta e diminui sob PPFD baixa. Em folhas que crescem sob luz solar plena, a zeaxantina e a anteraxantina representam até 40% do pool total do ciclo da xantofila, em níveis máximos de PPFD alcançados ao meio-dia (Figura 9.11). Nessas condições, uma quantidade substancial do excesso de energia luminosa absorvida pelos tilacoides pode ser dissipada como calor, evitando, assim, dano à maquinaria fotossintética do cloroplasto (ver Capítulo 7). As folhas expostas à luz solar plena contêm um pool de xantofilas substancialmente maior que as folhas de sombra, de modo que elas podem dissipar quantidades mais altas do excesso de energia luminosa. Todavia, o ciclo 100 - = — —NViolaxantina = 2.000 o 80r q + E z L S cor 1.500 | o = É E o) pr E 1.000 3 E 40H ; MN Ea) “j Eos Rr = 2 q 500 x 205 Zeaxantina + Anteraxantina O Gi E O | 6h 12h 18h Período do dia 253 Figura 9.10 Excesso de energia luminosa em relação a uma curva de evolução fotossintética de oxigênio em resposta à luz, em uma folha de sombra. A linha tracejada mostra a evolução teórica de oxigênio na ausência de qualquer limitação à fotossíntese. Em níveis de PPFD de até 150 umol m? s!, uma planta de sombra é capaz de utilizar a luz absorvida. No entanto, acima de 150 umol ms”, a fotossíntese satura e uma quantidade cada vez maior de energia luminosa absorvida precisa ser dissipada. Em níveis de PPFD mais altos, existe uma grande diferença entre a fração de luz usada pela fotossíntese em relação à que precisa ser dissipada (excesso de energia luminosa). As diferenças são muito maiores em uma planta de sombra do que em uma planta de sol. (De Osmond, 1994.) das xantofilas também opera em plantas que crescem com pouca luz no interior da floresta, onde ocasionalmente são expostas a manchas de

sol. A exposição a uma mancha de sol resulta na conversão de grande quantidade da violaxantina presente na folha em zeaxantina. O ciclo das xantofilas também é importante em espécies que permanecem verdes durante o inverno, quando as taxas fotossintéticas são muito baixas, ainda que a absorção de luz permaneça elevada. Diferentemente da ciclagem diurna do pool de xantofilas observada no verão, os níveis de zeaxantina permanecem altos o dia inteiro durante o inverno. Esse mecanismo maximiza a dissipação da energia luminosa, protegendo, assim, as folhas contra a foto-oxidação quando o frio do inverno impede a assimilação de carbono. MOVIMENTOS DOS CLOROPLASTOS Um modo alternativo de reduzir o excesso de energia luminosa é movimentar os cloroplastos, de maneira que não sejam expostos à luz elevada. O movimento de cloroplastos é comum em algas, musgos e folhas de plantas superiores. Se a orientação e a posição dos cloroplastos forem controladas, as folhas podem regular o quanto de luz incidente é absorvido. No escuro (Figura 9.12A e B), os cloroplastos acumulam-se nas superfícies celulares paralelamente ao plano da folha, de modo a ficarem alinhados perpendicularmente à luz incidente — uma posição que maximiza a absorção de luz. Sob luz forte (Figura 9.120), os cloroplastos deslocam-se para as superfícies celulares paralelas à luz incidente, evitando, assim, sua absorção em excesso. Tal reordenação dos cloroplastos pode diminuir a quantidade de luz absorvida pela folha em cerca de 15%. O movimento de cloroplastos em folhas é uma resposta típica à luz azul (ver Capítulo 16). A luz azul também controla a orientação dos cloroplastos em muitas plantas inferiores, mas, em algumas algas, o movimento dos cloroplastos é controlado por fitocromo. Nas folhas, o deslocamento dos cloroplastos Figura 9.11 Mudanças diurnas no teor de xantofila no girassol (Helianthus annuus) em função da PPFD. À medida que aumenta a quantidade de luz incidente sobre uma folha, uma proporção maior de violaxantina é convertida em anteraxantina e zeaxantina, dissipando, assim, o excesso de energia de excitação e protegendo o aparelho fotossintético. (De Demmig-Adams e Adams, 1996.)

 (A) Escuro (B) Luz azul fraca Figura 9.12 Distribuição de cloroplastos em células fotossintetizantes da lentilha-d'água (Lemna). Estas vistas frontais mostram as mesmas células sob três condições: (A) escuro, (B) luz azul fraca e (C) luz azul forte. Em A e B, os cloroplastos estão posicionados nas proximidades da superfície superior das células, onde podem ocorre ao longo de microfilamentos de actina no citoplasma, e o cálcio regula seu movimento. MOVIMENTOS DAS FOLHAS As plantas desenvolveram também respostas que reduzem o excesso da carga de radiação sobre as folhas inteiras durante períodos de luz solar intensa, em especial quando a transpiração e seus efeitos refrescantes são diminuídos devido ao estresse hídrico. Essas respostas muitas vezes abrangem mudanças na orientação foliar em relação à incidência de luz solar. Por exemplo, as folhas heliotrópicas da alfafa e do tremoço ajustam-se à trajetória do sol, mas, ao mesmo tempo, podem reduzir os níveis de luz incidente mediante aproximação de seus folíolos, de modo que as lâminas foliares se tornam quase paralelas aos raios solares (para-heliotrópicas). Esses movimentos são acompanhados por alterações na pressão de turgor de células do pulvino na extremidade do pecíolo. Outra resposta comum é a murcha, como se observa no girassol, pela qual a folha fica pendente em uma orientação vertical, reduzindo também a carga de calor incidente e diminuindo a transpiração e os níveis de luz incidente. Muitas gramíneas são efetivamente capazes de “se enrolar” mediante perda de turgor nas células buliformes, resultando na redução da PPFD incidente. A absorção de luz em demasia pode levar à fotoinibição Quando as folhas são expostas a uma quantidade de luz maior do que podem usar (ver Figura 9.10), o centro de reação do PSII é inativado e frequentemente danificado, constituindo um fenômeno denominado fotoinibição (ver Capítulo 7). As características da fotoinibição na folha intacta dependem da quantidade de luz à qual a planta está (C) Luz azul forte absorver quantidades máximas de luz. Quando as células são irradiadas com luz azul forte (C), os cloroplastos deslocam-se para as paredes laterais, onde eles sombreiam uns aos outros, minimizando, portanto, a absorção do excesso de luz. (Cortesia de M. Tlalka e M. D. Fricker.) exposta. Os dois tipos de fotoinibição são fotoinibição dinâmica e crônica. Sob excesso de luz moderado, constata-se a fotoinibição dinâmica. A produtividade

quântica diminui, mas a taxa fotossintética máxima permanece inalterada. A fotoinibição dinâmica é causada pelo desvio da energia luminosa absorvida para a dissipação de calor — por isso, o decréscimo na produtividade quântica. Com frequência, esse decréscimo é temporário, e a produtividade quântica pode retornar a seu valor inicial mais alto quando a PPFD diminui abaixo dos níveis de saturação. A Figura 9.13 mostra como os fótons da luz solar são alocados para reações fotossintéticas e para serem dissipados termicamente como excesso de energia durante o dia sob condições ambientais favoráveis e de estresse. A fotoinibição crônica resulta da exposição a níveis mais altos de excesso de luz, que danificam o sistema fotossintético e diminuem a produtividade quântica e a taxa fotossintética máxima. Isso aconteceria se a condição de estresse na Figura 9.13B persistisse porque a fotoproteção não foi possível. A fotoinibição crônica está associada a dano à proteína D1 do centro de reação de PSII (ver Capítulo 7). Em comparação aos efeitos da fotoinibição dinâmica, os efeitos da fotoinibição crônica são de duração relativamente longa, persistindo por semanas ou meses. Os primeiros pesquisadores da fotoinibição interpretaram todos os decréscimos na produtividade quântica como dano ao aparelho fotossintético. Hoje, reconhece-se que os decréscimos de curto prazo na produtividade quântica refletem mecanismos protetores (ver Capítulo 7), enquanto a fotoinibição crônica representa dano real ao cloroplasto, resultante de luz excessiva ou de falha dos mecanismos protetores.

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas (A) Condições ambientais favoráveis 2.000 (luz solar plena) a q E o 1.000 E 53 a uu ja o 0 I (B) Condições ambientais de estresse 2.000 (luz solar plena) 1.000 PPFD (umol m2 5-1) 0 Amanhecer Meio-dia Período do dia Anoitecer Fótons absorvidos Fótons dissipados Fótons envolvidos na fotoquímica Figura 9.13 Mudanças durante um dia na alocação de fótons absorvidos pela luz solar. É apresentada uma comparação de como os fótons incidentes sobre uma folha são envolvidos na fotoquímica ou dissipados termicamente como excesso de energia em folhas sob condições favoráveis (A) e de estresse (B). (De Demmig-Adams e Adams, 2000.) Entrada de energia Dissipação de calor Radiação de onda longa (perda de calor radiativo) Luz solar absorvida pela folha Convecção da folha para o ar, a fim de esfriá-la (perda de calor sensível) Esfriamento evaporativo da perda de água (perda de calor latente) 255 Quão significante é a fotoinibição na natureza? A fotoinibição dinâmica parece ocorrer diariamente, quando as folhas são expostas a quantidades máximas de luz e ocorre uma redução correspondente na fixação de carbono. A fotoinibição é mais pronunciada em temperaturas baixas e torna-se crônica sob condições climáticas mais extremas. Efeitos da temperatura na fotossíntese na folha intacta A fotossíntese (absorção de CO,) e a transpiração (perda de H,O) apresentam um caminho em comum, ou seja, o CO, difunde-se para o interior da folha e a H,O difunde-se para fora através da abertura estomática regulada pelas células-guarda. Ao mesmo tempo em que esses processos são independentes, grandes quantidades de água são perdidas durante os períodos fotossintéticos, com a razão molar da perda de H,O em relação à absorção de CO, muitas vezes excedendo 250. Essa taxa elevada de perda de água também remove calor das folhas mediante esfriamento evaporativo, mantendo-as relativamente frias mesmo sob condições de luz solar plena. O esfriamento pela transpiração é importante, pois a fotossíntese é um processo dependente da temperatura, mas a perda de água concorrente significa que o esfriamento representa um custo, em especial em ecossistemas áridos e semiáridos. As folhas precisam dissipar grandes quantidades de calor O calor acumulado sobre uma folha exposta à luz solar plena é muito alto. De fato, sob condições luminosas normais com temperatura do ar moderada, uma folha

atingiria uma temperatura perigosamente alta caso a energia solar fosse absorvida e não houvesse dissipação de calor. Entretanto, isso não ocorre, pois as folhas absorvem apenas cerca de 50% da energia solar total (300-3.000 nm), com a maior parte da absorção ocorrendo na porção visível do espectro (ver Figuras 9.2 e 9.3). Essa quantidade ainda é grande. O acúmulo de calor típico de uma folha é dissipado por meio de três processos (Figura 9.14): e Perda de calor radiativo: todos os objetos emitem radiação (a cerca de 10.000 nm) em proporção à quarta potência de sua temperatura (equação de Stephan Boltzman). Contudo, o comprimento de onda máximo emitido é inversamente proporcional à temperatura foliar, e as temperaturas foliares são suficientemente baixas para que os comprimentos de onda emitidos não sejam visíveis ao olho humano.
Figura 9.14 Absorção e dissipação de energia da luz solar pela folha. A carga de calor imposta deve ser dissipada, a fim de evitar dano à folha. A carga de calor é dissipada pela emissão de radiação de ondas longas, pela perda de calor sensível para o ar que circunda a folha e pelo esfriamento evaporativo causado pela transpiração.

256 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo e Perda de calor sensível: se a temperatura da folha for mais alta que a do ar circulante ao seu redor, haverá convecção de calor (transferência) da folha para o ar. O tamanho e a forma de uma folha influenciam a quantidade da perda de calor sensível. º Perda de calor latente: uma vez que a evaporação da água requer energia, quando ela evapora de uma folha (transpiração), ocorre remoção de grandes quantidades de calor desta e, portanto, seu esfriamento. O corpo humano é esfriado pelo mesmo princípio, comumente conhecido como perspiração. As perdas de calor sensível e evaporativo são os mais importantes processos na regulação da temperatura foliar, e a razão dos dois fluxos é denominada razão de Bowen: Perda de calor sensível Perda de calor evaporativo Razão de Bowen Em lavouras bem irrigadas, a transpiração (ver Capítulo 4), e, portanto, a evaporação de água da folha, é alta, de modo que a razão de Bowen é baixa (ver Tópico 9.2 na internet). Inversamente, quando o esfriamento evaporativo é limitado, a razão de Bowen é elevada. Em uma lavoura sob estresse hídrico, por exemplo, o fechamento estomático parcial reduz o esfriamento evaporativo e a razão de Bowen é aumentada. A quantidade de perda de calor evaporativo (e, portanto, a razão de Bowen) é influenciada pelo grau em que os estômatos permanecem abertos. As plantas com razões de Bowen muito altas conservam água, mas consequentemente podem também ficar submetidas a temperaturas foliares muito altas. Entretanto, a diferença de temperatura entre a folha e o ar aumenta a quantidade de perda de calor sensível. O crescimento reduzido em geral está correlacionado com razões de Bowen altas, porque uma alta razão de Bowen indica fechamento estomático, ao menos parcial. Existe uma temperatura ideal para a fotossíntese A manutenção de temperaturas foliares favoráveis é crucial para o crescimento vegetal, porque a fotossíntese máxima ocorre dentro de uma faixa de temperatura relativamente estreita. O pico da taxa fotossintética em uma faixa de temperaturas é o ideal térmico fotossintético. Quando a temperatura ótima para determinada planta é ultrapassada, as taxas fotossintéticas decrescem novamente. O ideal térmico fotossintético reflete componentes bioquímicos, genéticos (adaptação) e ambientais (aclimatação). As espécies adaptadas a regimes térmicos diferentes em geral têm uma faixa de temperatura ideal para a fotossíntese que reflete as temperaturas do

ambiente no qual elas se desenvolveram. Um contraste é especialmente nítido entre a espécie C, Atriplex glabriuscula, que comumente ocorre em ambientes costeiros frios, e a espécie C, Tidestromia oblongifolia, de um ambiente desértico quente (Figura 9.15). A capacidade de aclimatar-se ou ajustar-se bioquimicamente também pode ser constatada em nível intraespecífico. Quando cultivados em temperaturas dife40 Õ Tidestromia oblongifolia, Cy u de deserto quente Ko) 30 H Sa ETA o) E Atriplex glabriuscula, Cs 4 E 20 - de região costeira fria 2 o LE o 3 Ss 2 10r E á 0 I | I | 10 20 30 40 50 Temperatura foliar (ºC) Figura 9.15 Fotossíntese em função da temperatura, em concentrações normais de CO, atmosférico, para uma espécie C, crescendo, em seu hábitat natural frio e uma espécie C, crescendo em seu hábitat natural quente. (De Berry e Bjórkman, 1980.) rentes e, a seguir, testados quanto à sua resposta fotossintética, os indivíduos da mesma espécie mostram ideais térmicos fotossintéticos que se correlacionam com as respectivas temperaturas de cultivo. Em outras palavras, os indivíduos da mesma espécie cultivados em temperaturas baixas têm taxas fotossintéticas mais altas em temperaturas baixas, enquanto esses mesmos indivíduos cultivados em temperaturas altas têm taxas fotossintéticas mais altas em temperaturas altas. A capacidade de ajustar-se morfológica, fisiológica ou bioquimicamente em resposta a mudanças no ambiente é referida como plasticidade. As plantas com uma plasticidade térmica elevada são capazes de crescer em uma ampla faixa de temperaturas. As mudanças nas taxas fotossintéticas em resposta à temperatura exercem um papel importante nas adaptações das plantas e contribuem para que elas sejam produtivas, mesmo em alguns dos hábitats termicamente mais extremos. Na amplitude térmica mais baixa, as plantas crescendo em áreas alpinas do Colorado e em regiões árticas do Alasca são capazes de absorção líquida de CO, em temperaturas próximas a 0ºC. No outro extremo, as plantas vivendo no Vale da Morte (Death Valley), na Califórnia, um dos lugares mais quentes na Terra, podem alcançar taxas fotossintéticas positivas em temperaturas próximas a 50ºC. A fotossíntese é sensível às temperaturas altas e baixas Quando as taxas fotossintéticas são plotadas em função da temperatura, a curva de resposta à temperatura tem uma forma assimétrica de sino (ver Figura 9.15). A despeito de algumas diferenças na forma, a curva de resposta à temperatura da fotossíntese interespecífica e

intraespecífica tem muitas características em comum. A porção ascendente da curva representa uma estimulação de atividades enzimáticas dependentes da temperatura; o topo plano é a temperatura ideal para a fotossíntese, e a porção descendente

da curva está associada aos efeitos deletérios sensíveis à temperatura, alguns dos quais são reversíveis e outros não. Que fatores estão associados ao declínio da fotossíntese acima do ótimo de temperatura fotossintética? A temperatura afeta todas as reações bioquímicas da fotossíntese, bem como a integridade de membranas em cloroplastos, não surpreendendo que as respostas à temperatura sejam complexas. As taxas de respiração aumentam em função da temperatura, mas essa não é a razão primordial para o decréscimo pronunciado na fotossíntese líquida em temperaturas elevadas. Um impacto importante da temperatura alta é sobre os processos de transporte de elétrons ligados à membrana, que se tornam desacoplados ou instáveis em temperaturas altas. Isso interrompe o suprimento do poder redutor necessário para abastecer a fotossíntese líquida e provoca um decréscimo geral acentuado na fotossíntese. Sob concentrações de CO, existentes no ambiente e com condições favoráveis de luz e umidade do solo, o ideal térmico fotossintético com frequência é limitado pela atividade da rubisco. Em folhas de espécies C,, a resposta à temperatura crescente reflete processos conflitantes: um aumento na taxa de carboxilação e um decréscimo na afinidade da rubisco por CO,, com um aumento correspondente na fotorrespiração (ver Capítulo 8). (Há evidência de que a atividade da rubisco diminui devido aos efeitos negativos do calor sobre a rubisco-ativase submetida a temperaturas mais altas [$>$ 35ºC]; ver Capítulo 8.) A redução na afinidade por CO, e o aumento na fotorrespiração atenuam a resposta potencial à temperatura da fotossíntese sob as concentrações de CO, existentes no ambiente. Em comparação, em espécies com fotossíntese C,, o interior da folha é saturado de CO, ou quase assim (como discutido no Capítulo 8), e não se manifesta o efeito negativo da temperatura alta sobre a afinidade da rubisco por CO,. Essa é uma razão pela qual as folhas de espécies C, tendem a ter um ideal de temperatura fotossintética mais alto do que as folhas de espécies C, (ver Figura 9.15). Em temperaturas baixas, a fotossíntese C, pode também ser limitada por fatores como a disponibilidade de fosfatos no cloroplasto. Quando trioses fosfato são exportadas do cloroplasto para o citosol, uma quantidade equimolar de fosfato inorgânico é absorvida via translocadores na membrana dos cloroplastos. Se a taxa de uso de trioses fosfato no citosol diminuir, o ingresso de

fosfatos no citosol é inibido e a fotossíntese torna-se limitada por eles. As sínteses de amido e sacarose diminuem rapidamente com o decréscimo da temperatura, reduzindo a demanda por trioses fosfato e causando a limitação de fosfatos observada em temperaturas baixas. A eficiência fotossintética é sensível à temperatura A fotorrespiração (ver Capítulo 8) e a produtividade quântica (eficiência no uso da luz) diferem entre os tipos fotossintéticos C,e C,, com mudanças especialmente notáveis 257 0,10 o o oo T Espécies C; Espécies C, Produtividade quântica (mol CO; por quantum absorvido) 0,00 | 1 | I 1) 10 15 20 25 30 35 40 Temperatura foliar (ºC) Figura 9.16 Produtividade quântica da fixação fotossintética de carbono em espécies C, e C, em função da temperatura foliar. A fotorrespiração aumenta com a temperatura em espécies C,, e O custo energético da fixação líquida de CO, aumenta de acordo. Esse custo energético mais alto é expresso em produtividades quânticas mais baixas sob temperaturas mais elevadas. Por outro lado, a fotorrespiração é muito baixa em espécies C, e a produtividade quântica não mostra uma dependência da temperatura. Observe que, em temperaturas mais baixas, a produtividade quântica de espécies C, é mais alta que a de espécies C,, indicando que a fotossíntese em espécies C, é mais eficiente em temperaturas mais baixas. (De Ehleringer et al., 1997.) à medida que a temperatura varia. A Figura 9.16 ilustra a produtividade quântica para a fotossíntese, em função da temperatura foliar de espécies C, e espécies C, na atmosfera atual de 400 ppm de CO,. Nas espécies C,, a produtividade quântica permanece constante com a temperatura, refletindo taxas baixas de fotorrespiração. Nas espécies C,, a produtividade quântica diminui com a temperatura, refletindo uma estimulação da fotorrespiração pela temperatura e um subsequente custo energético mais alto para a fixação líquida de CO,. A combinação de redução da produtividade quântica e aumento da fotorrespiração leva a diferenças esperadas nas capacidades fotossintéticas de espécies C; e C, em hábitats com temperaturas diferentes. As taxas relativas de produtividade primária previstas para gramíneas C, e €,ao longo de um gradiente latitudinal nas Grandes Planícies da América do Norte, desde o sul do Texas nos EUA até Manitoba no Canadá, são mostradas na Figura 9.17. Esse declínio na produtividade de espécies C, em relação à produtividade de C, no deslocamento para o norte estabelece, nas Grandes Planícies, um paralelo estreito da mudança

na abundância de plantas com essas rotas: as espécies C, são mais comuns abaixo de 40ºN, e as espécies C, dominam acima de 45ºN (ver Tópico 9.3 na internet).

258 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo Alto Ganho de carbono Cy Ganho de carbono C; Ganho relativo de carbono Baixo I I I I I 25 30 35 40 45 50 55 60 Latitude (º) Figura 9.17. Taxas relativas de ganho de carbono fotossintético, previstas para gramíneas C; e C, de estratos idênticos, em função da latitude ao longo das Grandes Planícies da América do Norte. (De Ehleringer, 1978.) Efeitos do dióxido de carbono na fotossíntese na folha intacta Foi discutido como a luz e a temperatura influenciam a fisiologia e a anatomia da folha. Agora, interessa saber como a concentração de CO, afeta a fotossíntese. O CO, difunde-se da atmosfera para as folhas: primeiramente através dos estômatos, depois através dos espaços intercelulares e, finalmente, para o interior de células e cloroplastos. Na presença de quantidades adequadas de luz, concentrações mais elevadas de CO, sustentam taxas fotossintéticas mais altas. O inverso também é verdadeiro, ou seja, concentrações baixas de CO, podem limitar a taxa fotossintética em espécies C,. Nesta seção, é discutida a concentração de CO, atmosférico na história recente e sua disponibilidade para os processos de fixação do carbono. A seguir, serão consideradas as limitações que o CO, impõe à fotossíntese e o impacto dos mecanismos concentradores de CO, de espécies C,. A concentração de CO, atmosférico continua subindo Atualmente, o dióxido de carbono representa cerca de 0,040% ou 400 ppm do ar. A pressão parcial de CO, do ambiente (c,) varia com a pressão atmosférica e é de cerca de 40 pascais (Pa) ao nível do mar (ver Tópico 9.4 na internet). O vapor de água em geral fica acima de 2% da atmosfera e o O, responde por cerca de 21%. O maior constituinte na atmosfera é o nitrogênio diatômico, representando cerca de 77%. Hoje, a concentração atmosférica de CO, é quase o dobro da que prevalecia nos últimos 400 mil anos, conforme medições de bolhas de ar apreendidas no gelo glacial da Antártica (Figura 9.18A e B), e é mais elevada que aquela ocorrida na Terra nos últimos 2 milhões de anos. Por isso, considera-se que a maioria dos táxons vegetais existentes evoluiu em um mundo com baixa concentração de CO, (cerca de 180-280 ppm de CO»). Somente quando se retrocede cerca de 35 milhões de anos podem ser encontradas concentrações de CO, de níveis muito mais altos (> 1.000 ppm). Portanto, a tendência geológica durante esses muitos milhões de anos foi de concentrações decrescentes de CO,

atmosférico (ver Tópico 9.5 na internet). Atualmente, a concentração de CO, da atmosfera está crescendo cerca de 1 a 3 ppm por ano, principalmente devido à queima de combustíveis fósseis (p. ex. carvão, petróleo e gás natural) e ao desmatamento (Figura 9.18€). Desde 1958, quando C. David Keeling começou as medições sistemáticas de CO, no ar puro de Mauna Loa, Havaí, as concentrações têm aumentado mais de 25%. Por volta de 2100, a concentração de CO, atmosférico poderá alcançar 600 a 750 ppm, a menos que as emissões de combustíveis fósseis e o desmatamento diminuam (ver Tópico 9.6 na internet). A difusão de CO, até o cloroplasto é essencial para a fotossíntese Para a ocorrência da fotossíntese, o CO, precisa difundir-se da atmosfera para o interior da folha e para o sítio de carboxilação da rubisco. A taxa de difusão depende do gradiente de concentração de CO, na folha (ver Capítulos 3 e 6) e das resistências ao longo da rota de difusão. A cutícula que cobre a folha é quase impermeável ao CO,, de modo que a principal porta de entrada desse gás na folha é a fenda estomática. (O mesmo caminho é percorrido pela H,O, no sentido inverso.) Através da fenda, o CO, difunde-se para a câmara subestomática e daí para os espaços de ar entre as células do mesofilo. Essa parte do caminho de difusão de CO, para o cloroplasto é uma fase gasosa. O restante do caminho de difusão para o cloroplasto é uma fase líquida, a qual inicia na camada de água que umedece as paredes das células do mesofilo e continua pela membrana plasmática, pelo citosol e pelo cloroplasto. (Para examinar as propriedades do CO, em solução, ver Tópico 8.8 na internet.) O compartilhamento do caminho de entrada estomática pelo CO, e pela H,O submete a planta a um dilema funcional. No ar com umidade relativa alta, o gradiente de difusão que impulsiona a perda de água é cerca de 50 vezes maior do que o gradiente que impulsiona a absorção de CO,. No ar mais seco, essa diferença pode ser muito maior. Como consequência, um decréscimo na resistência através da abertura estomática facilita a maior absorção de CO, mas ela é inevitavelmente acompanhada por substancial perda de água. Não surpreende que muitas características adaptativas ajudem a neutralizar essa perda de água em plantas de regiões áridas e semiáridas do mundo. Cada porção dessa rota de difusão impõe uma resistência à difusão de CO,, de modo que o suprimento de CO, para a fotossíntese enfrenta uma série de diferentes pontos de resistência. A fase gasosa da difusão de CO, para a folha pode ser

dividida em três componentes — a camada limí

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas (B) 259 (O) 400 390 400 380 380 (A) 370 400 E 360 o e 350 360 8 is 340 H = 300 de Es (e) 320 & 250 340 Ú 3 300 o 200 330 'S. Pa E E 5 150 288 320 = (o) VU 100 !! l 1 l] 260 I Il l 310 l I l I l l 400k 300k 200k 100k 0 1000 1500 2000 1960 1970 1980 1990 2000 2010 Anos anteriores ao presente Ano Ano Figura 9.18 Concentração de CO, atmosférico há 420 mil anos até os dias atuais. (A) As concentrações de CO, atmosférico no passado, determinadas a partir de bolhas apreendidas no gelo glacial da Antártica, eram muito mais baixas que os níveis atuais. (B) Nos últimos 1.000 anos, a elevação na concentração de CO, coincide com a Revolução Industrial e com o aumento da queima de combustíveis fósseis. (C) As concentrações atuais de CO, atmosférico, medidas em Mauna Loa, Havaí, continuam a aumentar. A natureza ondulada trofe, o estômato e os espaços intercelulares da folha — cada uma impondo uma resistência à difusão de CO, (Figura 9.19). Uma avaliação da magnitude de cada ponto de resistência ajuda a entender as limitações do CO, à fotossíntese. A camada limítrofe é constituída de ar relativamente parado junto à superfície foliar, e sua resistência à difusão é denominada resistência da camada limítrofe. Essa resistência afeta todos os processos de difusão, incluindo a difusão de água e de CO,, assim como a perda de calor sensível, discutida anteriormente. A resistência da camada limítrofe decresce com o menor tamanho foliar e a maior velocidade do vento. As folhas menores, portanto, têm uma resistência menor à difusão de CO, e de água, bem como à perda de calor sensível. As folhas de espécies de deserto em geral são pequenas, facilitando a perda de calor sensíFigura 9.19 Pontos de resistência à difusão e fixação de CO, do exterior da folha para os cloroplastos. A fenda estomática* é o principal ponto de resistência à difusão de CO, para dentro da folha. *N. de R.T. De acordo com a terminologia adotada em língua portuguesa, a maior resistência à difusão de CO, ocorre na fenda estomática ou ostíolo, cujo tamanho é regulado por alterações nas células-guarda. do traço é causada pela alteração nas concentrações de CO, atmosférico, associada a mudanças sazonais no balanço relativo entre taxas de fotossíntese e respiração. A cada ano, a concentração mais elevada de CO, é observada em maio, exatamente antes da estação de crescimento no hemisfério norte, e a concentração mais baixa é observada em outubro. (De Barnola et

al., 1994; Keeling e Whorf, 1994; Neftel et al., 1994, e Keeling et al., 1995; atualizada usando dados de http:/Avww.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/.) Resistência)) o mesofilo Co) Resistência N estomática Camada limítrofe á cmol Fenda estomátíca Resistência da add camada limítrofe co,

260 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo vel. As folhas grandes, por outro lado, com frequência são encontradas nos trópicos úmidos, em especial na sombra. Essas folhas têm grandes resistências da camada limítrofe, mas elas podem dissipar o acúmulo de calor da radiação por esfriamento evaporativo, possibilitado pelo suprimento abundante de água nesses hábitats. Após difundir-se através da camada limítrofe, o CO, penetra na folha pelas fendas estomáticas, que impõem o próximo tipo de resistência no caminho da difusão, a resistência estomática. Na maioria das condições naturais, em que o ar ao redor da folha raras vezes está completamente parado, a resistência da camada limítrofe é muito menor que a resistência estomática. Portanto, a principal limitação à difusão de CO, é imposta pela resistência estomática. Existem duas resistências adicionais no interior da folha. A primeira é a resistência à difusão de CO, nos espaços de ar que separam a câmara subestomática das paredes das células do mesofilo. Ela é chamada de resistência nos espaços intercelulares. A segunda é a resistência do mesofilo, que é a resistência à difusão de CO, na fase Iíquida em folhas C,. A localização dos cloroplastos perto da periferia celular minimiza a distância que o CO, precisa percorrer através do líquido para alcançar os sítios de carboxilação dentro do cloroplasto. A resistência do mesofilo à difusão de CO, é considerada cerca de 1,4 vez a resistência da camada limítrofe combinada com a resistência estomática, quando os estômatos estão totalmente abertos. Visto que as células-guarda podem impor uma resistência variável e potencialmente grande ao influxo de CO, e à perda de água na rota de difusão, a regulação da abertura estomática proporciona à planta uma maneira eficaz de controle das trocas gasosas entre a folha e a atmosfera (ver Tópico 9.4 na internet). O CO, impõe limitações à fotossíntese Para espécies C, cultivadas em condições adequadas de luz, água e nutrientes, o enriquecimento do CO, acima das concentrações atmosféricas naturais resulta em aumento da fotossíntese e incremento da produtividade. A expressão da taxa fotossintética em função da pressão parcial de CO, nos espaços intercelulares (c;) dentro da folha (ver Tópico 9.4 na internet) possibilita avaliar as limitações à fotossíntese impostas pelo suprimento de CO,. Em concentrações baixas de c, a fotossíntese é fortemente limitada pelas concentrações baixas de CO,. Na ausência de CO, atmosférico, as folhas liberam

CO, devido à respiração mitocondrial (ver Capítulo 12). O aumento de c, até a concentração em que a fotossíntese e a respiração se equilibram entre si define o ponto de compensação do CO,. Esse é o ponto em que a assimilação líquida de CO, pela folha é zero (Figura 9.20). Tal conceito é análogo ao do ponto de compensação da luz, discutido anteriormente neste capítulo. O ponto de compensação do CO, expressa o balaço entre fotossíntese e respiração em função da concentração de CO,, enquanto o ponto de compensação da luz reflete o balanço em função da PPFD sob concentração de CO, constante. Espécie Cy Espécie C; Pontos de compensação do CO, Assimilação líquida de CO, (umol m2 71) UW Fo) 0 200 400 600 800 Concentração de CO; intercelular, c; (ppm) 1.000 Figura 9.20 Mudanças na fotossíntese em função das concentrações intercelulares de CO, em Tidestromia oblongifolia ("Arizona honeysweet"), uma espécie C,, e Larrea tridentata (arbusto-de-creosoto), uma espécie C,. A taxa fotossintética está relacionada à concentração de CO, intercelular, calculada no interior da folha (ver Equação 5 no Tópico 9.4 na internet). A concentração de CO, intercelular na qual a assimilação líquida de CO, é zero define o ponto de compensação desse gás. (De Berry e Downton, 1982.) ESPÉCIES C, VERSUS ESPÉCIES C, Em espécies C,, 0 aumento de c, acima do ponto de compensação aumenta a fotossíntese em uma faixa ampla de concentrações (ver Figura 9.20). Em concentrações de CO, baixas até intermediárias, a fotossíntese é limitada pela capacidade de carboxilação da rubisco. Em concentrações de c, mais altas, a fotossíntese começa a saturar à medida que a taxa fotossintética líquida se torna limitada por outro fator (lembre-se do conceito de Blackman de fatores limitantes). Nesses níveis mais altos de c, a fotossíntese líquida torna-se limitada pela capacidade das reações luminosas de gerar NADPH e ATP para regenerar a molécula aceptora ribulose-1,5-bifosfato. A maioria das folhas parece regular seus valores de c, mediante controle da abertura estomática, de modo que c, permanece em uma concentração subambiente intermediária entre os limites impostos pela capacidade de carboxilação e a capacidade de regenerar ribulose-1,5-bifosfato. Dessa maneira, as reações luminosas e no escuro da fotossíntese são colimitantes. Uma representação gráfica da assimilação líquida de CO, em função de c, ilustra como a fotossíntese é regulada pelo CO», independentemente do funcionamento dos estômatos (ver Figura 9.20). A comparação da

representação gráfica de espécies C, e €, revela diferenças interessantes entre as duas rotas do metabolismo do carbono: * Em espécies C, as taxas fotossintéticas saturam com valores de c, de cerca de 100 a 200 ppm, refletindo os mecanismos concentradores de CO, efetivos que operam nessas espécies (ver Capítulo 8). * Em espécies C,, o aumento dos níveis de c, continua a estimular a fotossíntese em uma faixa de CO, muito mais ampla do que em espécies C,.

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas * Em espécies C,, o ponto de compensação do CO, é zero ou próximo de zero, refletindo seus níveis de fotorrespiração muito baixos (ver Capítulo 8). * Em espécies €,, o ponto de compensação do CO, é de cerca de 50 a 100 ppm a 25ºC, refletindo a produção de CO, devido à fotorrespiração (ver Capítulo 8). Essas respostas revelam que as espécies C, têm mais probabilidade do que as espécies C, de se beneficiar dos aumentos nas concentrações atuais de CO, atmosférico (ver Figura 9.20). As espécies €, não se beneficiam muito dos aumentos nas concentrações de CO, atmosférico, porque sua fotossíntese é saturada em concentrações baixas de CO,. De uma perspectiva evolutiva, a rota fotossintética ancestral é a fotossíntese C,, sendo a fotossíntese C, uma rota derivada. Durante períodos geológicos pretéritos, quando as concentrações de CO, atmosférico eram muito mais elevadas que as atuais, a difusão de CO, através dos estômatos para o interior de folhas teria resultado em valores de c, mais altos e, por isso, em taxas fotossintéticas mais elevadas em espécies C,, mas não em espécies C,. A evolução da fotossíntese C, é uma adaptação bioquímica a uma atmosfera com limitação de CO,. Nosso entendimento atual é que a fotossíntese C, pode ter evoluído recentemente em termos geológicos, há mais de 20 milhões de anos. Se a Terra há mais de 50 milhões de anos teve concentrações de CO, atmosférico bem acima das atuais, sob quais condições atmosféricas poderíamos esperar que a fotossíntese C, tenha se tornado uma rota fotossintética importante em ecossistemas terrestres? O grupo de Jim Ehleringer sugere que a fotossíntese C, tenha se tornado de início um componente destacado de ecossistemas terrestres nas regiões de crescimento mais quentes da Terra, quando as concentrações globais de CO, decresceram abaixo de um limiar crítico ainda desconhecido (Figura 9.21). Simultaneamente, os impactos negativos da fotorrespiração alta e da limitação do CO, sobre a fotossíntese C, seriam mais altos sob essas condições de crescimento quentes e concentração baixa de CO, atmosférico. As espécies C, teriam sido mais favorecidas durante períodos da história da Terra em que os níveis de CO, eram os mais baixos. Hoje, existem muitos dados indicando que a fotossíntese C, foi mais proeminente durante períodos glaciais, quando os níveis de CO, atmosférico ficavam abaixo de 200 ppm (ver Figura 9.18). Outros

fatores podem ter contribuído para a propagação das espécies C,, mas certamente a concentração baixa do CO, atmosférico foi um fator importante que favoreceu sua evolução e, essencialmente, a expansão geográfica. Devido aos mecanismos concentradores de CO, em espécies C,, a concentração desse gás nos sítios de carboxilação em cloroplastos C, em geral está vinculada à saturação da atividade da rubisco. Como consequência, para alcançar determinada taxa de fotossíntese, as espécies com metabolismo C, necessitam de menos rubisco que as espécies C, e, portanto, requerem menos nitrogênio para crescer. Além disso, o mecanismo concentrador de CO, permite à folha manter taxas fotossintéticas altas com va261 700 600 Espécies C; favorecidas EE Espécies C, favorecidas 500 400 300 CO> atmosférico (ppm) 200 100 I I | I 10 20 30 40 Temperatura diária da estação de crescimento (ºC) Figura 9.21 Combinação dos níveis globais de CO, atmosférico e temperaturas diárias da estação de crescimento, que previsivelmente favorecem ora gramíneas C,, ora gramíneas C,. Em determinado momento, a Terra apresenta uma única concentração de CO, atmosférico, resultando na expectativa de que as espécies C, seriam mais comuns nos hábitats com as estações de crescimento mais quentes. (De Ehleringer et al., 1997.) lores de c, mais baixos. Isso permite que os estômatos permaneçam relativamente fechados, resultando em menos perda de água para determinada taxa de fotossíntese. Portanto, o mecanismo concentrador de CO, ajuda as espécies C, a utilizar água e nitrogênio de maneira mais eficiente que as espécies C,. Contudo, o custo energético adicional exigido pelo mecanismo concentrador de CO, (ver Capítulo 8) reduz a eficiência da fotossíntese C, quanto ao uso da luz. Provavelmente, essa é uma razão pela qual, em regiões temperadas, a maioria das espécies adaptadas à sombra não seja do tipo C,. ESPÉCIES CAM As espécies com metabolismo ácido das crassuláceas (CAM, de crassulacean acid metabolism), incluindo muitos cactos, orquídeas, bromeliáceas e outras suculentas, têm padrões de atividade estomática que diferem daqueles encontrados em espécies C, e C,. As espécies CAM abrem seus estômatos predominantemente à noite e os fecham durante o dia, exatamente o oposto do padrão observado em folhas de espécies C, e €, (Figura 9.22). À noite, o CO, atmosférico difunde-se para o interior de plantas CAM, onde é combinado com fosfoenolpiruvato e fixado em oxaloacetato, que é reduzido a malato (ver Capítulo 8). Uma vez que os estômatos

ficam abertos principalmente à noite, quando as temperaturas mais baixas e a umidade mais alta reduzem a demanda transpiratória, a razão da perda de água para a absorção de CO, é muito mais baixa em espécies CAM que em espécies €, ou C,. A principal restrição fotossintética ao metabolismo CAM é que a capacidade de armazenagem do ácido málico (malato) é limitada, e essa limitação restringe a quantidade total de absorção de CO,. No entanto, algumas espécies CAM são capazes de aumentar a fotossíntese total durante condições úmidas, fixando CO, via ciclo de Calvin-Benson no final do dia, quando os gradientes de

262 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo Figura 9.22 Assimilação fotossintética líquida de CO,, evaporação de H,O e condutância estomática de uma espécie CAM, o cac to Opuntia ficus-indica, durante um período de 24 horas. A planta inteira foi mantida em uma câmara de medição de trocas gasosas no laboratório. As áreas sombreadas indicam os períodos escuros. Durante o período de estudo, foram medidos três parâmetros: (A) taxa fotossintética, (B) perda de água e (C) condutância estomática. Ao contrário das plantas com metabolismo C, ou C,, as plantas CAM abrem seus estômatos e fixam CO, à noite. (De Gibson e Nobel, 1986.) temperatura são menos extremos. Outras espécies podem usar a estratégia CAM como um mecanismo de sobrevivência durante limitações severas de água. Por exemplo, os cladódios (caules achatados) conseguem sobreviver por vários meses sem água após a separação da planta-mãe. Seus estômatos permanecem fechados durante todo o tempo, e o CO, liberado pela respiração é refixado em malato. Tal processo, que tem sido denominado CAM ocioso, permite à planta sobreviver por períodos de seca prolongada com perda de água extremamente reduzida. Como a fotossíntese e a respiração mudarão no futuro sob condições de aumento de CO,? As consequências do aumento de CO, atmosférico estão na mira de cientistas e agências governamentais, em particular devido às predições de que o efeito estufa está alterando o clima do mundo. A expressão efeito estufa refere-se ao aquecimento do clima da Terra que é causado pela captação de radiação de ondas longas pela atmosfera. O teto de uma estufa transmite luz visível, que é absorvida por plantas e outras superfícies no interior dessa estrutura. Uma porção da energia da luz absorvida é convertida em calor, e parte deste é reemitida como radiação de ondas longas. Como o vidro transmite muito pouca radiação de ondas longas, essa radiação não pode sair pelo teto de vidro da estufa, e, com isso, ela esquenta. Certos gases na atmosfera, em particular CO, e metano, desempenham um papel similar ao do teto de vidro na estufa. O aumento da concentração de CO, e a elevação da temperatura, associados com o efeito estufa, têm múltiplas influências sobre a fotossíntese e o crescimento vegetal. Nas concentrações atuais do CO, atmosférico, a fotossíntese de espécies C, é limitada pelo CO,, mas essa situação mudará à medida que as concentrações desse gás continuem a crescer. Atualmente, uma pergunta central na

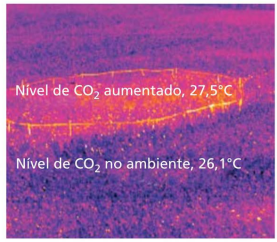
fisiologia vegetal é: quanto a fotossíntese e a respiração diferirão em torno de 2100, quando os níveis globais de CO, alcançarem 500 ppm, 600 ppm ou mesmo valores mais elevados? Essa pergunta é especialmente relevante, à medida as pessoas continuam a adicionar à atmosfera terrestre o CO, derivado da queima de combustíveis fósseis. Se for bem hidratada e altamente fertilizada em laboratório, a maioria das espécies C, cresce cerca de 30% mais rápido quando a concentração de CO, alcança 600 a 750 ppm do que na concentração atual; acima dessa concentração de CO, atmos(A) — No 1 o Período escuro Período Período luminoso escuro Assimilação de CO> (umol m25s-1) ES vo — o de H50 s1) (mmol m ã -2 Evaporaç E (8) Condutância estomática I I I | 0 6 12 18 24 Tempo (h) férico, a taxa de crescimento torna-se mais limitada pela disponibilidade de nutrientes para a planta. Para estudar essa questão no campo, os cientistas precisam ser capazes de criar simulações realistas de ambientes futuros. Uma abordagem promissora para o estudo de fisiologia e ecologia vegetais em ambientes com níveis elevados de CO, tem sido o emprego de experimentos de enriquecimento de CO, ao ar livre (FACE, de Free Air CO, Enrichment). Para realizar o experimento de FACE, campos inteiros de plantas ou ecossistemas naturais são cercados por emissores, os quais adicionam CO, ao ar a fim de criar o ambiente com concentração alta desse gás, o que se pode esperar para os próximos 25 a 50 anos. A Figura 9.23 mostra experimentos de FACE em três tipos diferentes de vegetação. Os experimentos de FACE têm proporcionado novas ideias (insights) fundamentais sobre como as plantas e os ecossistemas responderão aos níveis de CO, esperados no futuro. Uma observação-chave é que as espécies com

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas (A) rota fotossintética C, são muito mais responsivas que as espécies C, sob condições bem hidratadas, com a taxa fotossintética líquida aumentando 20% ou mais em espécies C, e nem tanto em espécies C,. A fotossíntese aumenta nas espécies C, porque os níveis de c, crescem (ver Figura 9.20). Ao mesmo tempo, há uma regulação para baixo da capacidade fotossintética, manifestada pela atividade reduzida das enzimas associadas às reações no escuro da fotossíntese. Os níveis aumentados de CO, afetarão muitos processos vegetais. Por exemplo, as folhas tendem a manter seus estômatos mais fechados sob níveis aumentados de CO,. Como uma consequência direta da redução da transpiração, as temperaturas foliares ficam mais altas (ver Figura 9.23C), o que pode retroalimentar a respiração mitocondrial básica. Esta é sem dúvida uma estimulante e promissora área de pesquisa em curso. A partir de estudos de FACE, está se tornando progressivamente claro que um processo de aclimatação ocorre sob níveis de CO, mais elevados, em que as taxas de respiração são diferen263 Figura 9.23 Experimentos de enriquecimento de CO, ao ar livre (FACE) são utilizados para estudar como plantas e ecossistemas responderão a níveis de CO, futuros. A figura apresenta experimentos de FACE em uma floresta decidual (A) e no estrato superior de uma lavoura (B). (C) Sob níveis aumentados de CO,, os estômatos foliares são mais fechados, acarretando temperaturas foliares mais altas, conforme mostrado pela imagem por infravermelho do estrato superior de uma lavoura. (A cortesia de D. Karnosky; B cortesia de USDA/ARS; C de Long et al., 2006.) 30,9ºC Nível-de CO; aumentado, 27,5ºC Nível de CO; no ambiente, 26,1ºC tes daquelas sob condições atmosféricas atuais, mas não tão altas quanto teriam sido previstas sem a resposta de aclimatação por regulação descendente. Ao mesmo tempo em que o CO, certamente é importante para a fotossíntese e a respiração, outros fatores são importantes para o crescimento sob concentrações aumentadas desse gás. Por exemplo, uma observação comum dos experimentos de FACE é que o crescimento sob níveis aumentados de CO, rapidamente se torna limitado pela disponibilidade de nutrientes (lembrar da regra de Blackman de fatores limitantes). Uma segunda e surpreendente observação é que a presença de gases-traço poluentes, como o ozônio, pode reduzir a resposta fotossintética líquida abaixo dos

valores máximos previstos de estudos iniciais de FACE e daqueles realizados em estufa há uma década. Como consequência da elevação do CO, atmosférico, no futuro próximo prevê-se a ocorrência de condições mais quentes e mais secas, bem como do aumento de limitações de nutrientes. Avanços importantes estão sendo feitos pelo estudo de como o crescimento de culturas irri

(B)

(C)



 gadas e fertilizadas se compara com o de plantas em ecossistemas naturais, em um mundo com aumento de CO,. A compreensão dessas respostas é crucial, à medida que a sociedade busca aumentar a produção agrícola visando sustentar as populações humanas crescentes e fornecer matéria-prima para os biocombustíveis. Propriedades fotossintéticas pelo registro de isótopos estáveis É possível conhecer mais sobre as diferentes rotas fotossintéticas em plantas pela medição das abundâncias relativas de seus isótopos estáveis. Em especial, os isótopos de átomos de carbono em uma folha contêm informação útil sobre a fotossíntese. Lembre que isótopos são simplesmente formas diferentes de um elemento. Nos diferentes isótopos de um elemento, o número de prótons permanece constante, já que ele define o elemento, mas o número de nêutrons varia. Os isótopos radioativos de um elemento apresentam decaimento, formando elementos diferentes ao longo do tempo. Por outro lado, os isótopos estáveis de um elemento permanecem constantes e inalterados ao longo do tempo. Os dois isótopos estáveis de carbono são C e SC, que diferem em composição apenas pelo acréscimo de um nêutron adicional em C. Em experimentos biológicos com traçadores, com frequência são usados os isótopos radiativos de carbono “C e “C. Como são medidos os isótopos estáveis de carbono de plantas? O CO, atmosférico contém os isótopos de carbono estáveis 2C e 2C, que ocorrem naturalmente nas proporções de 98,9 e 1,1%, respectivamente. As propriedades químicas do “CO, são idênticas às do “CO,, mas as plantas assimilam menos “CO, que CO,. Em outras palavras, as folhas discriminam contra os isótopos de carbono mais pesados durante a fotossíntese e, por isso, têm razões Be/2C menores que as encontradas no CO, atmosférico. A composição de isótopos “C/C é medida com o uso de um espectrômetro de massa, que fornece a seguinte razão: E 18 E (9.1) A razão entre isótopos de carbono de plantas, 5"C, é quantificada sobre uma base de partes por mil (%o): R amostra 52C% = 1|x 1.000 (9.2) R padrão onde o padrão representa os isótopos de carbono contidos em uma belemnite fóssil da formação calcária Pee Dee da Carolina do Sul. O 52C do CO, atmosférico tem um valor de -8%o, significando que existe menos “C no CO, atmosférico do que é encontrado no carbonato da belemnite-padrão. 200 Espécies C4 — Wm [e] T

Espécies C; 100 Número de observações m [o] —40 —30 —20 —10 Razão entre isótopos de carbono (‰) Figura 9.24 Histograma de frequência das razões entre isótopos de carbono, observadas em táxons vegetais C, e C, que ocorrem ao redor do mundo. (De Cerling et al., 1997.) Quais são alguns valores típicos das razões entre isótopos de carbono de plantas? As espécies C, têm um valor médio de 5C de cerca de -28‰; as espécies C, têm um valor médio de cerca de —14‰. As espécies C, e €, têm menos 2C que o CO, na atmosfera, significando que os tecidos foliares discriminam contra 2C durante o processo fotossintético. Thure Cerling e colaboradores obtiveram dados de 8C para um grande número de espécies C, e C, ao redor do mundo (Figura 9.24). O que se torna evidente examinando a Figura 9.24 é que há uma ampla dispersão de valores de 8?C em espécies C, e C, com médias de -28‰ e —14‰, respectivamente. Essas variações de 5C na verdade refletem as consequências de pequenas variações na fisiologia associadas a mudanças na condutância estomática em condições ambientais diferentes. Portanto, os valores de 5C podem ser usados para fazer a distinção entre fotossínteses C, e C, e, adicionalmente, revelar detalhes sobre as condições estomáticas de plantas crescendo em ambientes diferentes, como espécies C, nos trópicos, comparadas com as de desertos. As diferenças na razão entre isótopos de carbono são facilmente detectáveis com espectrômetros de massa, que permitem medições precisas da abundância de C e PC. Muitos de nossos alimentos cultivados em climas temperados, como o trigo (Triticum aestivum), o arroz (Oryza sativa), a batata (Solanum tuberosum) e espécies de feijoeiro (Phaseolus spp.), são produtos de espécies C,. No entanto, muitas de nossas lavouras mais produtivas, em especial as cultivadas sob condições de verão quente, são de espécies C, como o milho (Zea mays), a cana-de-açúcar (Saccharum officinarum) e o sorgo (Sorghum bicolor). É possível que os amidos e os açúcares extraídos de todos esses alimentos sejam quimicamente idênticos, mas esses carboidratos podem ser identificados com sua planta-fonte C, ou C, com base em seus valores de 5ºC. Por exemplo, a medição dos

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas valores de 5?C do açúcar de mesa (sacarose) possibilita determinar se a sacarose provém do açúcar da beterraba (Beta vulgaris, uma espécie C,) ou da cana-de-açúcar (uma espécie €,) (ver Tópico 9.7 na internet). Por que existem variações na razão entre isótopos de carbono em plantas? Qual a base fisiológica para o esgotamento de C em plantas em relação ao CO, na atmosfera? A difusão do CO, para o interior da folha e a seletividade na carboxilação do "CO, desempenham um papel. É possível predizer a razão entre isótopos de carbono de uma folha C, como 5"C, = 5 Ca b = alat) (9.3) onde 5ºC, e 8ºC, são as razões entre isótopos de carbono da folha e do ambiente, respectivamente; a é a fração de difusão; b é a fração da carboxilase líquida na folha; c,/c, é a razão entre a concentração de CO, intercelular e a concentração de CO, no ambiente. Em espécies €, e C, o CO, difunde-se do ar externo para os sítios de carboxilação no interior das folhas. Essa difusão é expressa utilizando-se o termo a. Por ser mais leve que o PCO,, o "CO, difunde-se ligeiramente mais rápido para o sítio de carboxilação, criando um fator eficaz de fracionamento de difusão de 4,4%o. Portanto, poderia ser esperado que as folhas tivessem um valor de 5C mais negativo simplesmente devido a esse efeito da difusão. No entanto, esse fator sozinho não é suficiente para explicar os valores de 5ºC de espécies C, apresentados na Figura 9.24. O evento inicial de carboxilação é um fator determinante na razão entre isótopos de carbono de plantas. A rubisco representa a primeira reação de carboxilação na fotossíntese C, e tem um valor de discriminação intrínseco contra PC de 30%o. Em comparação, a PEP-carboxilase, a enzima principal da fixação de CO, de espécies C,, tem um efeito de discriminação de isótopos muito menor — cerca de 2%o. Desse modo, a diferença inerente entre as duas enzimas de carboxilação contribui para as diferentes razões entre isótopos observadas em espécies C, e C,. Emprega-se b para descrever o efeito da carboxilação líquida. Outras características fisiológicas das plantas afetam sua razão entre isótopos de carbono. Um fator primário é a pressão parcial de CO, nos espaços intercelulares de folhas (c). Em espécies C,, a discriminação isotópica potencial de -30%o, pela rubisco, não é totalmente expressa durante a fotossíntese, pois a disponibilidade de CO, no sítio de carboxilação torna-se um fator limitante que restringe a

discriminação por essa enzima. Ocorre uma discriminação maior contra PCO, quando c, é alto, como quando os estômatos estão abertos. No entanto, a abertura estomática também facilita a perda de água. Assim, as razões mais baixas entre fotossíntese e transpiração são correlacionadas com discriminação maior contra “C. Quando as folhas são expostas à perda de água, os estômatos tendem a fechar-se, reduzindo os valores de c,. Como consequência, 265 à 13C foliar (9/00) =32 | I I I | I I | 200 400 600 800 1.000 1.200 1.400 1.600 1.800 Precipitação anual (mm) Figura 9.25 Mudanças na vegetação ocorrem ao longo de gradientes de precipitação no sul de Queensland, Austrália. As alterações nas razões entre isótopos de carbono parecem ser fortemente relacionadas aos volumes de precipitações em uma região. Isso sugere que a diminuição dos níveis de umidade influencia os valores c; e, portanto, as razões entre isótopos de carbono em espécies C; ao longo de um gradiente geográfico em táxons australianos. (De Stewart et al., 1995.) as espécies C, submetidas a condições de estresse hídrico tendem a ter razões mais altas entre isótopos de carbono (i.e., menos discriminação contra 6) A aplicação de razões entre isótopos de carbono em vegetais tornou-se muito produtiva, pois a Equação 9.3 proporciona um forte vínculo entre a medição da razão entre isótopos de carbono e o valor de CO, intercelular em uma folha. Os níveis de CO, intercelular são, então, diretamente ligados a aspectos da fotossíntese e limitações estomáticas. À medida que os estômatos fecham em espécies C, ou o estresse hídrico aumenta, constata-se que a razão entre isótopos de carbono aumenta. A medição da razão entre isótopos de carbono torna-se, então, um procedimento direto para estimar vários aspectos do estresse hídrico de prazo curto. Essas aplicações abrangem o emprego de isótopos de carbono para medir o desempenho vegetal em pesquisas agrícolas e ecológicas. Um padrão ambiental emergente é que, em média, os valores foliares da razão entre isótopos de carbono decrescem à medida que a precipitação aumenta sob condições naturais. A Figura 9.25 ilustra esse padrão em um gradiente através da Austrália. Nesse exemplo, verifica-se que os valores 5C são mais altos nas regiões áridas da Austrália e se tornam progressivamente mais baixos ao longo de um gradiente de precipitação de ecossistemas de deserto para os de floresta pluvial tropical. Aplicando a Equação 9.3 para interpretar esses dados de 5'ºC, conclui-se que os níveis de CO, intercelular de

folhas de plantas de deserto são mais baixos do que normalmente se observa em folhas de plantas de floresta pluvial. Devido à natureza sequencial da formação de anéis de crescimento (ver Capítulo 19), as observações de 3C em anéis de árvores podem auxi

 liar na identificação dos efeitos de longo prazo da disponibilidade reduzida de água nas plantas (p. ex. hábitats de deserto versus hábitats de florestas pluviais), comparados com os efeitos de curto prazo que seriam registrados em folhas (p. ex. ciclos de secas sazonais). Atualmente, as análises da razão entre isótopos de carbono costumam ser utilizadas para determinar os padrões de dieta de seres humanos e de outros animais. A proporção entre alimentos €, e €, em uma dieta animal é registrada em seus tecidos — dentes, ossos, músculos e pelos. Thure Cerling e colaboradores descreveram uma aplicação interessante da análise da razão entre isótopos de carbono aos hábitos alimentares de uma família de elefantes africanos selvagens. Eles examinaram valores sequenciais de 8C em segmentos de pelos da cauda, a fim de reconstruir as dietas diárias de cada animal. Eles constataram mudanças sazonais previsíveis entre árvores (C,) e gramíneas (C,), à medida que a disponibilidade de recursos se alterava devido aos padrões de chuvas. As análises da razão entre isótopos de carbono podem ser ampliadas, incluindo consideração sobre dietas humanas. Uma observação em escala mais ampla mostra que as razões entre isótopos de carbono de norte-americanos são mais altas que as constatadas em europeus, indicando que o milho (uma espécie C,) exerce um papel destacado nas dietas dos primeiros. Outra aplicação é a medição de 5C em fósseis, solos com carbonatos e dentes fósseis. A partir dessas observações, é possível reconstruir as rotas fotossintéticas da vegetação prevalecente no passado remoto. Essas abordagens têm sido usadas para demonstrar que as espécies C, se tornaram predominantes nos campos entre 6 e 10 milhões de anos atrás. Elas ajudaram também a reconstruir as dietas de animais ancestrais e atuais (ver Tópico 9.8 na internet). As espécies CAM podem ter valores de 5C muito próximos aos de espécies C,. Em espécies CAM fixando CO, à noite via PEP-carboxilase, é esperado que o 8C seja semelhante ao de espécies C,. Entretanto, quando algumas espécies CAM são bem hidratadas, elas podem mudar para o modo C,, abrindo seus estômatos e fixando CO, durante o dia via rubisco. Sob essas condições, a composição de isótopos desloca-se na direção das espécies C.. Portanto, os valores de 5C de espécies CAM refletem o quanto de carbono é fixado via rota C, versus rota C,. RESUMO Considerando o desempenho fotossintético ideal, a hipótese do fator

limitante e uma “perspectiva econômica” enfatizando o “suprimento” e a “demanda” de CO, têm orientado as pesquisas. A fotossíntese é influenciada pelas propriedades foliares * A anatomia foliar é altamente especializada para a absorção de luz (Figura 9.1). e Cerca de 5% da energia solar que atinge a Terra são convertidos em carboidratos pela fotossíntese. Grande parte da luz absorvida é perdida na reflexão, na transmissão, no metabolismo e como calor (Figuras 9.2, 9.3). e Em florestas densas, quase toda a radiação fotossinteticamente ativa é absorvida pelas folhas (Figura 9.4). e As folhas de algumas plantas maximizam a absorção da luz pelo acompanhamento do sol (Figura 9.5). * Algumas espécies vegetais respondem a uma gama de regimes de luz. No entanto, as folhas de sol e de sombra têm caracteristicas morfológicas e bioquímicas contrastantes. e Para aumentar a absorção da luz, algumas plantas de sombra produzem uma razão mais alta entre os centros de reação de PSil e PSI, enquanto outras adicionam clorofila antena ao PSII. Efeitos da luz na fotossíntese na folha intacta e As curvas de resposta à luz mostram a PPFD onde a fotossíntese é limitada pela luz ou pela capacidade de carboxilação. A inclinação da porção linear da curva de resposta à luz mede a produtividade quântica máxima (Figura 9.6). e Os pontos de compensação da luz de plantas de sombra são mais baixos do que os de plantas de sol, porque as taxas de respiração são muito baixas em plantas de sombra (Figuras 9.7, 9.8). e Além do ponto de saturação, outros fatores que não a luz incidente (como transporte de elétrons, atividade da rubisco ou metabolismo de trioses fosfato) limitam a fotossíntese. Raramente uma planta inteira é saturada de luz (Figura 9.9). O ciclo das xantofilas dissipa o excesso de energia luminosa absorvida, para evitar dano ao aparelho fotossintético (Figuras 9.10, 9.11). Os movimentos dos cloroplastos também limitam o excesso de absorção de luz (Figura 9.12). e A fotoinibição dinâmica desvia temporariamente o excesso de absorção de luz para dissipação de calor, mas mantém a taxa fotossintética máxima (Figura 9.13). A fotoinibição crônica é irreversível. Efeitos da temperatura na fotossíntese na folha intacta e As plantas são notavelmente plásticas em suas adaptações à temperatura. As temperaturas fotossintéticas ideais têm fortes componentes bioquímicos, genéticos (adaptação) e ambientais (aclimatação). e A absorção foliar de energia luminosa gera uma carga de calor que deve ser dissipada (Figura 9.14). e As curvas de sensibilidade à temperatura identificam (a) uma faixa de

temperatura em que os eventos enzimáticos são estimulados, (b) uma faixa para fotossíntese ótima e (c) uma faixa em que ocorrem eventos deletérios (Figura 9.15).

RESUMO

Considerando o desempenho fotossintético ideal, a hipótese do fator limitante e uma "perspectiva econômica" enfatizando o "suprimento" e a "demanda" de CO_2 têm orientado as pesquisas.

A fotossíntese é influenciada pelas propriedades foliares

- A anatomia foliar é altamente especializada para a absorção de luz (**Figura 9.1**).
- Cerca de 5% da energia solar que atinge a Terra são convertidos em carboidratos pela fotossíntese. Grande parte da luz absorvida é perdida na reflexão, na transmissão, no metabolismo e como calor (**Figuras 9.2, 9.3**).
- Em florestas densas, quase toda a radiação fotossinteticamente ativa é absorvida pelas folhas (**Figura 9.4**).
- As folhas de algumas plantas maximizam a absorção da luz pelo acompanhamento do sol (**Figura 9.5**).
- Algumas espécies vegetais respondem a uma gama de regimes de luz. No entanto, as folhas de sol e de sombra têm características morfológicas e bioquímicas contrastantes.
- Para aumentar a absorção da luz, algumas plantas de sombra produzem uma razão mais alta entre os centros de reação de PSII e PSI, enquanto outras adicionam clorofila antena ao PSII.

Efeitos da luz na fotossíntese na folha intacta

- As curvas de resposta à luz mostram a PPFD onde a fotossíntese é limitada pela luz ou pela capacidade de carboxilação. A inclinação da porção linear da curva de resposta à luz mede a produtividade quântica máxima (**Figura 9.6**).
- Os pontos de compensação da luz de plantas de sombra são mais baixos do que os de plantas de sol, porque as taxas de respiração são muito baixas em plantas de sombra (**Figuras 9.7, 9.8**).
- Além do ponto de saturação, outros fatores que não a luz incidente (como transporte de elétrons, atividade da rubisco ou metabolismo de trioses fosfato) limitam a fotossíntese. Raramente uma planta inteira é saturada de luz (**Figura 9.9**).
- O ciclo das xantofilas dissipa o excesso de energia luminosa absorvida, para evitar dano ao aparelho fotossintético (**Figuras 9.10, 9.11**). Os movimentos dos cloroplastos também limitam o excesso de absorção de luz (**Figura 9.12**).
- A fotoinibição dinâmica desvia temporariamente o excesso de absorção de luz para dissipação de calor, mas mantém a taxa fotossintética máxima (**Figura 9.13**). A fotoinibição crônica é irreversível.

Efeitos da temperatura na fotossíntese na folha intacta

- As plantas são notavelmente plásticas em suas adaptações à temperatura. As temperaturas fotossintéticas ideais têm fortes componentes bioquímicos, genéticos (adaptação) e ambientais (aclimatação).
- A absorção foliar de energia luminosa gera uma carga de calor que deve ser dissipada (**Figura 9.14**).
- As curvas de sensibilidade à temperatura identificam (a) uma faixa de temperatura em que os eventos enzimáticos são estimulados, (b) uma faixa para fotossíntese ótima e (c) uma faixa em que ocorrem eventos deletérios (**Figura 9.15**).

Capítulo 9 e Fotossíntese: Considerações Fisiológicas e Ecológicas * Abaixo de 30ºC, a produtividade quântica de espécies C, é mais alta que a de espécies C,; acima de 30ºC, a situação é revertida (Figura 9.16). Devido à fotorrespiração, a produtividade quântica é profundamente dependente da temperatura em espécies Cs, mas é quase independente desse fator em espécies C,. e A redução da produtividade quântica e o aumento da fotorrespiração devido aos efeitos da temperatura levam a diferenças nas capacidades fotossintéticas de espécies C, e C, e resultam em uma mudança na dominância das espécies em um gradiente de latitudes diferentes (Figura 9.17). Efeitos do dióxido de carbono na fotossíntese na folha intacta e Os níveis de CO, atmosférico estão aumentando desde a Revolução Industrial por causa do uso humano de combustíveis fósseis e do desmatamento (Figura 9.18). Os gradientes de concentração acionam a difusão de CO, da atmosfera para o sítio de carboxilação na folha, usando rotas gasosas e líquidas. Existem múltiplas resistências ao longo da rota de difusão de CO,, mas, na maioria das situações, a resistência estomática tem o maior efeito na difusão de CO, para dentro da folha (Figura 9.19). O enriquecimento de CO, acima dos níveis atmosféricos naturais resulta em aumento da fotossíntese e da produtividade (Figura 9.20). e A fotossíntese C, pode ter se tornado proeminente nas regiões mais quentes da Terra, quando as concentrações globais do CO, atmosférico decresceram abaixo de um valor limiar (Figura 9.21). e Pela abertura à noite e o fechamento durante o dia, a atividade estomática de plantas CAM contrasta com as encontradas em espécies C, e C, (Figura 9.22). e Os experimentos com enriquecimento de CO, ao ar livre (FACE) sugerem que as espécies C; são mais responsivas ao aumento da concentração do CO, que as espécies C, (Figura 9.23). Propriedades fotossintéticas pelo registro de isótopos estáveis e As razões entre isótopos de carbono de folhas podem ser usadas para distinguir diferenças nas rotas fotossintéticas entre espécies vegetais distintas. e As espécies C; e C, têm menos “C do que o CO, na atmosfera, indicando que os tecidos foliares discriminam contra !C durante a fotossíntese (Figura 9.24). As condições que provocam o fechamento dos estômatos em espécies C,, como o estresse hídrico, causam o aumento da razão entre isótopos de carbono na folha. Desse modo, a razão entre isótopos de carbono de uma folha pode ser usada como uma estimativa direta

de respostas fisiológicas ao ambiente (p. ex., estresse hídrico de curto prazo) (Figura 9.25). MATERIAL DA INTERNET Tópico 9.1 Trabalhando com luz Quantidade, direção e qualidade espectral são parâmetros importantes para a medição da luz. Tópico 9.2 Dissipação de calor das folhas: Razão de Bowen A perda de calor sensível e a perda de calor evaporativo são os processos mais importantes na regulação da temperatura foliar. Tópico 9.3 Distribuições geográficas de espécies C; e C, A distribuição geográfica de espécies C, e C, corresponde perfeitamente às temperaturas das estações de crescimento no mundo atual. Tópico 9.4 Calculando parâmetros importantes nas trocas gasosas da folha Métodos de trocas gasosas permitem medir a fotossíntese e a condutância estomática na folha intacta. Tópico 9.5 Mudanças pré-históricas no CO, atmosférico Nos últimos 800 mil anos, os níveis de CO, atmosférico mudaram entre 180 ppm (períodos glaciais) e 280 ppm (períodos interglaciais), à medida que a Terra se movimentou entre eras glaciais. Tópico 9.6 Aumentos no CO, atmosférico, segundo projeções O CO, atmosférico alcançou 400 ppm em 2014 e a expectativa é de que alcance 500 ppm neste século. Tópico 9.7 Usando isótopos de carbono para detectar adulterações em alimentos Os isótopos de carbono com frequência são usados para detectar a substituição de açúcares C, em produtos alimentícios Cs, como a introdução do açúcar da cana no mel para aumentar o rendimento. Tópico 9.8 Reconstrução da expansão de táxons C, O 5C de dentes de animais registra fielmente as razões entre isótopos de carbono de recursos alimentares e pode ser usado para reconstruir as abundâncias de espécies C, e C, ingeridas por pastejadores mamíferos. Ensaio 9.1 O ciclo das xantofilas Estudos moleculares e biofísicos revelam o papel do ciclo das xantofilas na fotoproteção de folhas. 267

- Abaixo de 30°C, a produtividade quântica de espécies C_3 é mais alta que a de espécies C_4; acima de 30°C, a situação é revertida (**Figura 9.16**). Devido à fotorrespiração, a produtividade quântica é profundamente dependente da temperatura em espécies C_3, mas é quase independente desse fator em espécies C_4.
- A redução da produtividade quântica e o aumento da fotorrespiração devido aos efeitos da temperatura levam a diferenças nas capacidades fotossintéticas de espécies C_3 e C_4 e resultam em uma mudança na dominância das espécies em um gradiente de latitudes diferentes (**Figura 9.17**).

Efeitos do dióxido de carbono na fotossíntese na folha intacta

- Os níveis de CO_2 atmosférico estão aumentando desde a Revolução Industrial por causa do uso humano de combustíveis fósseis e do desmatamento (**Figura 9.18**).
- Os gradientes de concentração acionam a difusão de CO_2 da atmosfera para o sítio de carboxilação na folha, usando rotas gasosas e líquidas. Existem múltiplas resistências ao longo da rota de difusão de CO_2, mas, na maioria das situações, a resistência estomática tem o maior efeito na difusão de CO_2 para dentro da folha (**Figura 9.19**).
- O enriquecimento de CO_2 acima dos níveis atmosféricos naturais resulta em aumento da fotossíntese e da produtividade (**Figura 9.20**).
- A fotossíntese C_4 pode ter se tornado proeminente nas regiões mais quentes da Terra, quando as concentrações globais do CO_2 atmosférico decresceram abaixo de um valor limiar (**Figura 9.21**).
- Pela abertura à noite e o fechamento durante o dia, a atividade estomática de plantas CAM contrasta com as encontradas em espécies C_3 e C_4 (**Figura 9.22**).
- Os experimentos com enriquecimento de CO_2 ao ar livre (FACE) sugerem que as espécies C_3 são mais responsivas ao aumento da concentração do CO_2 que as espécies C_4 (**Figura 9.23**).

Propriedades fotossintéticas pelo registro de isótopos estáveis

- As razões entre isótopos de carbono de folhas podem ser usadas para distinguir diferenças nas rotas fotossintéticas entre espécies vegetais distintas.
- As espécies C_3 e C_4 têm menos ^{13}C do que o CO_2 na atmosfera, indicando que os tecidos foliares discriminam contra ^{13}C durante a fotossíntese (**Figura 9.24**).
- As condições que provocam o fechamento dos estômatos em espécies C_3, como o estresse hídrico, causam o aumento da razão entre isótopos de carbono na folha. Desse modo, a razão entre isótopos de carbono de uma folha pode ser usada como uma estimativa direta de respostas fisiológicas ao ambiente (p. ex., estresse hídrico de curto prazo) (**Figura 9.25**).

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 9.1 **Trabalhando com luz** Quantidade, direção e qualidade espectral são parâmetros importantes para a medição da luz.
- Tópico 9.2 **Dissipação de calor das folhas: Razão de Bowen** A perda de calor sensível e a perda de calor evaporativo são os processos mais importantes na regulação da temperatura foliar.
- Tópico 9.3 **Distribuições geográficas de espécies C_3 e C_4** A distribuição geográfica de espécies C_3 e C_4 corresponde perfeitamente às temperaturas das estações de crescimento no mundo atual.
- Tópico 9.4 **Calculando parâmetros importantes nas trocas gasosas da folha** Métodos de trocas gasosas permitem medir a fotossíntese e a condutância estomática na folha intacta.
- Tópico 9.5 **Mudanças pré-históricas no CO_2 atmosférico** Nos últimos 800 mil anos, os níveis de CO_2 atmosférico mudaram entre 180 ppm (períodos glaciais) e 280 ppm (períodos interglaciais), à medida que a Terra se movimentou entre eras glaciais.
- Tópico 9.6 **Aumentos no CO_2 atmosférico, segundo projeções** O CO_2 atmosférico alcançou 400 ppm em 2014 e a expectativa é de que alcance 500 ppm neste século.
- Tópico 9.7 **Usando isótopos de carbono para detectar adulterações em alimentos** Os isótopos de carbono com frequência são usados para detectar a substituição de açúcares C_4 em produtos alimentícios C_3, como a introdução do açúcar da cana no mel para aumentar o rendimento.
- Tópico 9.8 **Reconstrução da expansão de táxons C_4** O $\delta^{13}C$ de dentes de animais registra fielmente as razões entre isótopos de carbono de recursos alimentares e pode ser usado para reconstruir as abundâncias de espécies C_3 e C_4 ingeridas por pastejadores mamíferos.

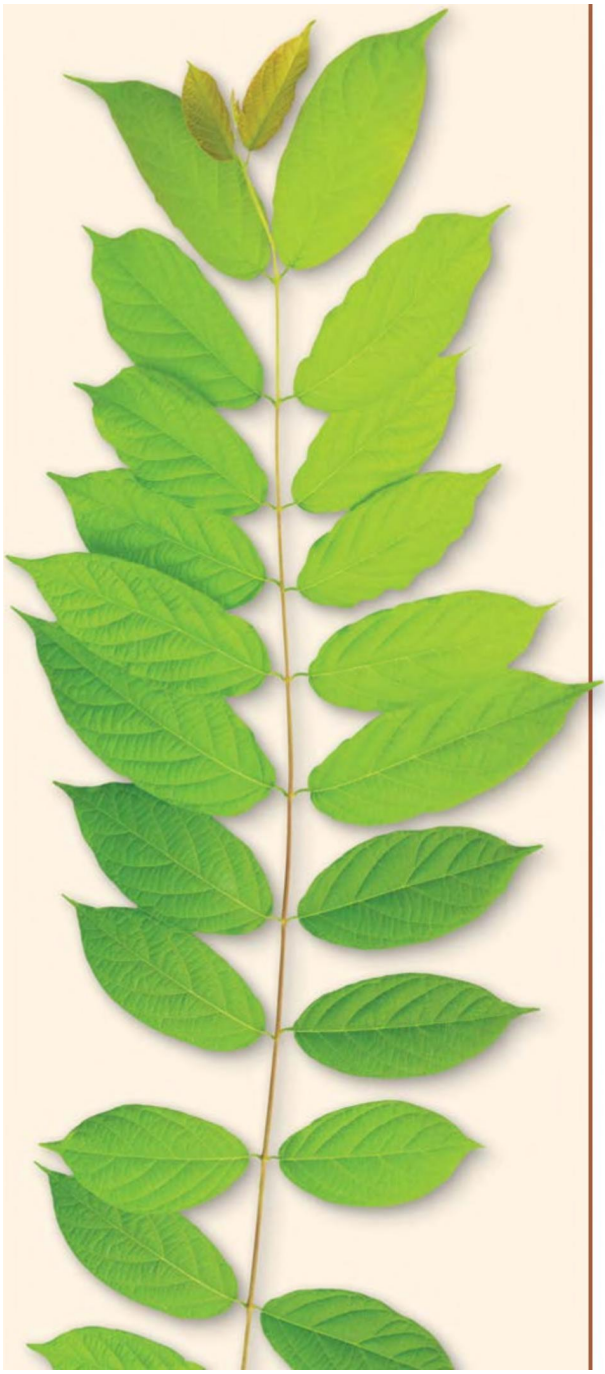
- Ensaio 9.1 **O ciclo das xantofilas** Estudos moleculares e biofísicos revelam o papel do ciclo das xantofilas na fotoproteção de folhas.

 Leituras sugeridas Adams, W. W, Zarter, C. R, Ebbert, V. and Demmig-Adams, B. (2004) Photoprotective strategies of overwintering evergreens. Bioscience 54: 41-49. Bjorn, L. O, and Vogelmann, T. C. (1994) Quantification of light. In Photomorphogenesis in Plants, 2nd ed., R. E. Kendrick and G. H. M. Kronenberg, eds., Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 17-25. Bowes, G. (1993) Facing the inevitable: Plants and increasing atmospheric CO,. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 309-332. Demmig-Adams, B., and Adams, W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. Trends Plant Sci. 1: 21-26. Ehleringer, J. R. Cerling, T. E. and Helliker, B. R. (1997) C, photosynthesis, atmospheric CO,, and climate. Oecologia 112: 285-299. Evans, J. R., von Caemmerer, S., and Adams, W. W. (1988) Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade. CSIRO, Melbourne. Farquhar, G. D, Ehleringer, J. R, and Hubick, K. T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 40: 503-537. Haupt, W, and Scheuerlein, R. (1990) Chloroplast movement. Plant Cell Environ. 13: 595-614. Kirk, J. T. (1994) Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. Koller, D. (2000) Plants in search of sunlight. Adv. Bot. Res. 33: 35-131. Laisk, A, and Oja, V. (1998) Dynamics of leaf photosynthesis. CSIRO, Melbourne. Long, S.P. Ainsworth, E. A, Leakey, A. D. Nosberger, J. and Ort, D.R. (2006) Food for thought: Lower-than-expected crop stimulation with rising CO, concentrations. Science 312: 1918-1921. Long, S.P. Ainsworth, E. A. Rogers, A, and Ort, D.R. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future. Annu. Rev. Plant Biol. 55: 591-628. Long, S. P, Humphries, S., and Falkowski, P. G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 45: 633-662. Ort, D.R, and Yocum, C. F. (1996) Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions. Kluwer, Dordrecht, Netherlands. Osmond, C. B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In Photoinhibition of Photosynthesis, N. R. Baker and]. R. Bowyer, eds., BIOS Scientific, Oxford, pp. 1-24. Sharkey, T. D. (1996) Emission of low molecular mass hydrocarbons from plants. Trends Plant Sci. 1: 78-82. Terashima, I. (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. Photosyn. Res. 31: 195-212.

Terashima, I., and Hikosaka, K. (1995) Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. Plant Cell Environ. 18: 1111-1128. Vogelmann, T. C. (1993) Plant tissue optics. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 231-251. von Caemmerer, S. (2000) Biochemical models of leaf photosynthesis. CSIRO, Melbourne. Zhu, X.G, Long, 8. P, and Ort, D.R. (2010) Improving photosynthetic efficiency for greater yield. Annu. Rev. Plant Biol. 61: 235-261.

Biologia dos Estômatos stômatos, termo derivado da palavra grega para “boca”, são estruturas dos órgãos aéreos da maioria das plantas. O termo estômato indica uma fenda microscópica ou ostíolo através da superfície do órgão vegetal, que permite a comunicação entre o seu interior e o ambiente externo, e um par de células especializadas — as células-guarda — que circundam a fenda. As células-guarda respondem a sinais ambientais, alterando suas dimensões, regulando, assim, o tamanho da fenda estomática. De acordo com o botânico Hugo von Mohl (1856), as alterações de turgor nas células-guarda fornecem a força mecânica para as mudanças na fenda estomática (ver Capítulo 4). As células-guarda estão continuamente intumescendo ou contraindo-se, e as deformações da parede resultantes causam alterações nas dimensões da fenda. Essas alterações de dimensão são o resultado da percepção dos sinais ambientais pelas células-guarda. Visualize a superfície externa de uma folha a partir da perspectiva de uma abelha (ver Figura 4.12C). Dentro de um mar de células epidérmicas, pares de células-guarda aparecem intercalados, com uma fenda no centro de cada par de células. Em algumas espécies, as células-guarda estão sozinhas; em outras, elas são acompanhadas por células subsidiárias especializadas que as distinguem das demais células epidérmicas. A inspeção da distribuição dos estômatos em folhas que crescem em ambientes com diferentes níveis de disponibilidade de água dá uma pista do papel dos estômatos nas adaptações das plantas. Folhas de plantas aquáticas que vivem debaixo d'água são desprovidas de estômatos. Folhas que flutuam na água, geralmente em lagoas, têm estômatos em sua superfície superior, que cresce em contato com o ar, mas não nas superfícies que estão em contato com a água. Folhas aéreas têm estômatos em ambas as superfícies, embora a frequência e a distribuição dos estômatos variem drasticamente com a filogenia e o ambiente. Por que os estômatos são necessários na superfície das folhas em contato com o ar? Essa necessidade é uma adaptação crucial para evitar a dessecação. Quando invadiram hábitats terrestres, as plantas aquáticas desenvolveram uma cutícula impermeável que impede a perda de água. Essa adaptação, no entanto, trouxe um problema diferente para a sobrevivência dessas plantas: qualquer substância que efetivamente bloqueie a difusão da água para fora também atua como uma barreira contra a difusão de

CO_2, para dentro, um substrato essencial para a fotossíntese (ver Capítulo 8).



 Os estômatos oferecem uma solução temporal para esse problema. Eles se fecham à noite, pois não há fotossíntese sem luz, e abrem-se durante o dia. Em geral, os estômatos fecham-se quando a água é limitante, evitando, assim, a sua perda excessiva, deletéria. Eles abrem-se em condições que favorecem a fotossíntese (ver Capítulo 9). A força motriz para os movimentos estomáticos é a pressão de turgor, discutida em detalhes no Capítulo 4. Os estímulos ambientais associados a uma elevada demanda por CO, no interior da folha são transduzidos em uma maior pressão de turgor, o que leva à intumescência das células-guarda e a um alargamento da fenda estomática. Estímulos associados à necessidade de reduzir o uso de água da planta são transduzidos em uma redução do turgor e no fechamento dos estômatos. Células-guarda são, então, válvulas de turgor. Abertura estomática dependente de luz Em condições de clima temperado, a luz é o estímulo dominante que causa a abertura dos estômatos (ver Tópico 10.1 na internet). Os dois principais fatores envolvidos com a abertura estomática dependente de luz são (1) a fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda e (2) uma resposta específica à luz azul. Além disso, aumentos na fotossíntese no mesofilo reduzem a concentração intercelular de CO,, e baixa concentração intercelular de CO, abre os estômatos. As células-guarda respondem à luz azul Várias características dos movimentos estomáticos que dependem da luz azul tornam as células-guarda um valioso sistema experimental para o estudo das respostas à luz azul: * A resposta estomática à luz azul é rápida e reversível, estando localizada em um único tipo de célula, a célula-guarda (Figura 10.1). e A resposta estomática à luz azul regula os movimentos estomáticos ao longo de toda a vida da planta. Isso é diferente do fototropismo e do alongamento do hipocótilo, que são funcionalmente importantes apenas em estágios iniciais de desenvolvimento (ver Capítulo 16). * O processo de transdução de sinal que liga a percepção da luz azul à abertura dos estômatos é bastante conhecido. Os estômatos abrem-se quando os níveis de luz que chegam à superfície da folha aumentam, e fecham-se à medida que a luz diminui. Nas folhas de fava (Vicia faba) cultivadas em casa de vegetação, os movimentos estomáticos estão estreitamente correlacionados com a radiação solar incidente na superfície foliar (Figura 10.2). Essa dependência da luz dos movimentos estomáticos

tem sido documentada para muitas espécies e condições. (B) 20 um Figura 10.1 Abertura estomática estimulada pela luz em epiderme isolada de Vicia faba. O estômato, aberto após tratamento com luz (A), é mostrado no estado fechado, após tratamento no escuro (B). A abertura estomática é quantificada por medição microscópica da largura da fenda estomática. (Cortesia de E. Raveh.) cs CS cms q 1 o nN Bs [2] oo o MN T Aberturas Abertura estomática (largura da fenda, mm) Luz incidente l l 5h 9h 13h 17h 21h Hora do dia Figura 10.2 A abertura estomática acompanha a radiação fotossinteticamente ativa na superfície foliar. A abertura estomática na superfície inferior (abaxial) das folhas de Vícia faba cultivadas em casa de vegetação, medida pela largura da fenda estomática (A), segue de perto os níveis da radiação fotossinteticamente ativa (400700 nm) incidente sobre a folha (B), indicando que a resposta à luz é a dominante na regulação da abertura estomática. PPFD, densidade de fluxo de fototônico fotossintético, de photosynthetic photon flux density. (De Srivastava e Zeiger, 1995.)

Estudos da resposta estomática à luz mostraram que a diclorofenildimetilureia (DCMU), um inibidor do transporte fotossintético de elétrons (ver Figura 7.28), provoca uma inibição parcial da abertura estomática estimulada pela luz. Esses resultados indicam que a fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda desempenha um papel na abertura dos estômatos dependente da luz; mas por que a resposta é apenas parcial? Essa resposta parcial à DCMU aponta para o envolvimento de um componente da resposta estomática à luz não fotossintético, insensível à DCMU. Estudos detalhados realizados sob luz colorida mostraram que ela ativa duas respostas distintas das células-guarda: fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda (ver Ensaio 10.1 na internet) e uma resposta específica à luz azul. Uma vez que a luz azul estimula tanto a resposta específica dos estômatos à luz azul quanto a fotossíntese das células-guarda (ver o espectro de ação para a fotossíntese na Figura 7.8 e Ensaio 10.1 na internet), a luz azul por si só não pode ser usada para estudar a resposta estomática específica a ela. Para conseguir uma separação bem definida entre essas duas respostas à luz, os pesquisadores realizam experimentos com uma fonte luminosa de feixe duplo. Primeiro, altas taxas de fluência de luz vermelha são utilizadas para saturar a resposta fotossintética; essa saturação impede posterior abertura estomática mediada pela fotossíntese em resposta a novos aumentos na luz vermelha ou azul. A seguir, baixos fluxos de fótons de luz azul são adicionados após a resposta à luz vermelha satu1412 E Luz = > 10h azul S | m gh E [s) Yu O 6H E B o 4h o < 214— Luz vermelha I | I | 0 1 2 3 4 Tempo (h) Figura 10.3 Resposta dos estômatos à luz azul sob luz vermelha de fundo. Os estômatos de uma epiderme isolada da trapoeraba (Commelina communis) foram tratados com fluxos de fótons saturantes de luz vermelha (linha vermelha). Em um tratamento paralelo, os estômatos iluminados com luz vermelha também foram iluminados com luz azul, conforme indicado pela seta (linha azul). O aumento na abertura estomática, acima do nível alcançado na presença da luz vermelha saturante, indica que um sistema de fotorreceptor diferente, estimulado pela luz azul, está mediando os aumentos adicionais na abertura. Experimentos realizados com epiderme isolada eliminam os efeitos do CO, do mesofilo. (De Schwartz e Zeiger, 1984.) 271 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos rante ser estabelecida (Figura 10.3). A adição da luz azul leva a um

substancial aumento na abertura estomática, que, como já explicado, não pode ser devido a um aumento na estimulação da fotossíntese das células-guarda, pois a luz vermelha de fundo saturou a fotossíntese. Um espectro de ação para a resposta estomática à luz azul sob iluminação com luz vermelha saturante de fundo mostra um padrão de três dedos (Figura 10.4). Esse espectro de ação, típico da resposta à luz azul e diferente do espectro de ação da fotossíntese, indica que as células-guarda respondem especificamente à luz azul. Quando as células-guarda são tratadas com enzimas celulolíticas que digerem as paredes celulares, seus protoplastos (protoplastos das células-guarda) são liberados e podem ser utilizados em experimentos. No laboratório, os protoplastos das células-guarda intumescem quando iluminados com luz azul (Figura 10.5), indicando que essa luz é percebida dentro da própria célula-guarda. O intumescimento dos protoplastos das células-guarda também ilustra como funcionam essas células intactas. A luz estimula a absorção de íons, e a acumulação de solutos orgânicos nos protoplastos das células-guarda reduz o potencial osmótico das células (aumenta a pressão osmótica). Como consequência, a água entra e os protoplastos das células-guarda intumescem. Nas células-guarda intactas, esse aumento de turgor leva à deformação das paredes celulares e a um aumento na fenda estomática (ver Capítulo 4). A luz azul ativa uma bomba de prótons na membrana plasmática da célula-guarda Quando os protoplastos das células-guarda da fava (V. faba) são irradiados com luz azul sob iluminação saturante de fundo com luz vermelha, o pH do meio de suspensão torna-se mais ácido (Figura 10.6). Essa acidificação induzida pela luz azul é bloqueada por desacopladores que dissipam gradientes de pH, como CCCP (discutida em breve), e por inibidores da ATPase bombeadora de prótons [4 e s [e] v sm uy co su o E Lu l l I] 350 400 450 500 550 Comprimento de onda (nm) Espectro visível Figura 10.4 Espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul (sob luz de fundo vermelha). (De Karlsson, 1986.)

 (A) Luz azul =» Fenda estomática não digerida Protoplasto no escuro em luz azul Figura 10.5 | Intumescimento de protoplastos de células-guarda estimulado pela luz azul. (A) Na ausência de uma parede celular rígida, os protoplastos de células-guarda de cebola (Allium cepa) intumescem. (B) A luz azul estimula o intumescimento dos protoplastos de células-guarda de fava (V. faba), e o ortovanadato, um inibidor da H*-ATPase, inibe o intumescimento. A luz azul estimula Hº (discutidos no Capítulo 6), como ortovanadato (ver Figura 10.5B). Esses estudos de acidificação demonstraram que a luz azul ativa uma ATPase bombeadora de prótons na membrana plasmática das células-guarda. Na folha intacta, essa estimulação do bombeamento de prótons pela luz azul reduz o pH do espaço apoplástico ao redor das células-guarda e gera a força motora para a captação de íons e a abertura estomática. A ATPase da membrana plasmática de células-guarda já foi isolada e amplamente caracterizada. A ativação de bombas eletrogênicas, como a ATPase bombeadora de prótons, pode ser medida em experimentos de patch clamping como uma corrente elétrica para fora da membrana plasmática (ver Tópico 6.2 na internet para uma descrição de patch clamping). A Figura 10.7A Mais alcalino Pulsos de luz azul de diferentes Linha base sob luz vermelha o figo] Ê saturante fluxos de fótons E vei 2 (umol ms”! 2 Uv o Ro) 5 É 10 8 50 IL 500 Mais 0 10 20 30 40 50 60 70 ácido Tempo (min) Protoplastos intumescem Um m 1 Luz vermelha ligada Luz azul ligada e m [0] T ES [o T 3 x 102) | 500 uM Ortovanadato ES S Volume dos protoplastos das ww [a] T células-guarda (um [99] W às I I I 0 20 40 60 Tempo (min) a absorção de íons e de água nos protoplastos de células-guarda, o que, nas células intactas, fornece uma força mecânica que opera contra a parede celular rígida que distorce a célula-guarda, causando o aumento da abertura estomática. (A, de Zeiger e Hepler, 1977; B, de Amodeo et al., 1992.) mostra um registro de patch clamping de um protoplasto de célula-guarda tratado no escuro com a toxina fúngica fusicoccina, um ativador bem caracterizado da ATPase da membrana plasmática. A exposição à fusicoccina estimula uma corrente elétrica para fora, a qual gera um gradiente de prótons. Esse gradiente de prótons é interrompido pela carbonil cianeto m-clorofenil-hidrazona (CCCP), um ionóforo de prótons que torna a membrana plasmática altamente permeável a prótons,

evitando, assim, a formação de um gradiente de prótons através da membrana, e acaba com o efluxo líquido de prótons. A relação entre o bombeamento de prótons na membrana plasmática da célula-guarda e a abertura estomática é evidente a partir das observações de que (1) a fusicoccina estimula tanto a extrusão de prótons da célula-guarda quanto a abertura estomática, e (2) a CCCP inibe a abertura estimulada pela fusicoccina. O aumento nas taxas de bombeamento de prótons em função das taxas de fluência de luz azul indica ainda que o aumento do número de fótons azuis na radiação solar que atinge a folha deve causar uma abertura estomática maior (ver Figura 10.6). Um pulso de luz azul dado sob um fundo de luz vermelha saturante também pode estimular uma corrente elétrica para o Figura 10.6 acidificação de um meio de suspensão de protoplastos de células-guarda de V. faba estimulada por um pulso de 30 s de luz azul. A ativação resulta da estimulação de uma H*-ATPase na membrana plasmática pela luz azul e está associada ao intumescimento dos protoplastos (ver Figura 10.5). (De Shimazaki et al., 1986.)

(A) A CCCP torna a membrana permeável a prótons y Corrente elétrica | A fusicoccina ativa a H*-ATPase 2 pA Re tmin (B) Corrente elétrica tl Pulso de luz azul 2pA | Figura 10.7 A ativação da H*-ATPase na membrana plasmática de protoplastos das células-guarda por fusicoccina e luz azul pode ser mensurada como uma corrente elétrica em experimentos de patch clamping. (A) Corrente elétrica para fora (medida em picoamperes, pA) na membrana plasmática de um protoplasto de célula-guarda estimulado pela toxina fúngica fusicoccina, um ativador da H*-ATPase. A corrente é interrompida pelo ionóforo de prótons carbonil cianeto m-clorofenil-hidrazona (CCCP). (B) Corrente elétrica para fora na membrana plasmática de um protoplasto de célula-guarda estimulado por um pulso de luz azul. Esses resultados indicam que a luz azul estimula a H*-ATPase. (A, de Serrano et al., 1988; B, de Assmann et al., 1985.) exterior em protoplastos de células-guarda (Figura 10.7B). A relação entre essa corrente elétrica estimulada pelos pulsos e a acidificação em resposta à luz azul, mostradas na Figura 10.6, indica que a corrente elétrica medida é resultante do movimento dos prótons do interior das células para o apoplasto. As respostas à luz azul possuem cinética e períodos de atraso (lag times) característicos As respostas temporais dos estômatos a pulsos de luz azul ilustram algumas importantes propriedades das respostas à luz azul: uma persistência da resposta após o sinal luminoso ter sido desligado e um período de atraso significativo separando o início do sinal luminoso e o começo da resposta. Em comparação com as respostas fotossintéticas típicas, que são ativadas rapidamente depois de um sinal de “luz ligada” e cessam quando a luz se apaga, as respostas à luz azul continuam em suas taxas máximas durante vários minutos após a aplicação do pulso (ver Figuras 10.6 e 10.7B). 273 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos Essa persistência da resposta à luz azul após o sinal de “luz desligada” pode ser explicada por uma forma fisiologicamente inativa do receptor dessa luz que é convertida em uma forma ativa pela luz azul, com a forma ativa revertendo lentamente àquela fisiologicamente inativa, após a luz azul ser desligada. A rapidez com que uma resposta a um impulso de luz azul acontece, portanto, depende do tempo que leva entre a reversão da forma ativa à inativa. Outra propriedade da resposta aos pulsos de luz azul é o período de atraso, cuja duração é de aproximadamente 25

segundos, tanto na resposta de acidificação quanto na corrente elétrica para fora estimulada pela luz azul (ver Figuras 10.6 e 10.7). Esse intervalo provavelmente é necessário para que o processo de transdução de sinal proceda do sítio fotorreceptor para a AT'Pase bombeadora de prótons e para a formação do gradiente de prótons. Períodos de atraso semelhantes foram medidos para a inibição do alongamento do hipocótilo dependente de luz azul (ver Capítulo 16). A luz azul regula o equilíbrio osmótico das células-guarda A luz azul modula a osmorregulação das células-guarda por sua ativação do bombeamento de prótons, pela captação de solutos e pela estimulação da síntese de solutos orgânicos (ver Tópico 10.2 na internet). Antes de discutir essas respostas à luz azul, serão considerados brevemente os principais solutos osmoticamente ativos nas células-guarda. O fisiologista vegetal F. E. Lloyd lançou, em 1908, a hipótese segundo a qual o turgor das células-guarda é regulado por alterações osmóticas resultantes de interconversões amido-açúcar, conceito que levou à hipótese de amido-açúcar dos movimentos estomáticos. A descoberta do fluxo de íons potássio nas células-guarda, no Japão, na década de 1940, e sua redescoberta no Ocidente, na década de 1960, substituiu a hipótese de amido-açúcar com a moderna teoria da osmorregulação dessas células pelo potássio e seus íons de contrabalanço, CI e malato". A concentração de potássio nas células-guarda aumenta várias vezes quando os estômatos se abrem: de 100 mM, quando fechados, para 400 a 800 mM, quando abertos, dependendo da espécie e das condições experimentais. Na maioria das espécies, essas grandes mudanças na concentração de K* são eletricamente equilibradas por quantidades variáveis de ânions CI e malato" (Figura 10.8; ver também Tópico 10.2 na internet). No entanto, em algumas espécies do gênero Allium, como a cebola (A. cepa), o K' é equilibrado unicamente por CI. Ânions CI são trazidos do apoplasto para dentro das células-guarda durante a abertura dos estômatos e expelidos no fechamento. Ânions malato, por outro lado, são sintetizados no citosol de células-guarda, em uma rota metabólica que utiliza esqueletos de carbono gerados por hidrólise do amido (ver Figura 10.84). O conteúdo de ma

274 Unidadell * Bioquímica e Metabolismo (A) = = Ene ron CLOROPLASTO Ribulose-1,5- Frutose-6-fosfato (— Glicose-6-fosfato —»| Amido bifosfato 1 Ciclo de Frutose-1,6-bifosfato Co, Calvin- Glicose — Maltose -Benson Di-hidroxiacetona-3-fosfato A, Apoplasto ne Glicose-1-fosfato 3-fosfoglicerato A Glicose-1-fosfato < =ém Di-hidroxiacetona-3-fosfato —» Fosfoenol- Malato piruvato VACÚOLO | 2) A Sacarose E Sacarose Sacarose

«Figura 10.8 Três rotas de osmorregulação distintas nas células-guarda. As setas escuras espessas identificam as principais etapas metabólicas de cada rota que levam à acumulação de solutos osmoticamente ativos nas células-guarda. (A) Potássio e seus contraíons. Potássio e cloro são absorvidos em um processo de transporte secundário impulsionado por um gradiente de prótons; malato é formado a partir da hidrólise do amido. (B) Acumulação de sacarose a partir da hidrólise do amido. (C) Acumulação de sacarose a partir da fixação fotossintética do carbono. A possível assimilação da sacarose apoplástica também é indicada. (De Talbott e Zeiger, 1998.) lato das células-guarda decresce durante o fechamento estomático, mas ainda não está claro se o malato é catabolizado na respiração mitocondrial ou se é expelido para o apoplasto, ou ambos. Íons potássio e cloreto são absorvidos nas células-guarda por mecanismos secundários de transporte impulsionados pelo potencial eletroquímico para Hº, Apy, gerado pela bomba de prótons discutida anteriormente neste capítulo (ver Figura 10.8; ver também Capítulo 6). A extrusão de prótons torna a diferença de potencial elétrico através da membrana plasmática da célula-guarda mais negativa; hiperpolarizações dependentes da luz de até 64 mV já foram medidas. Além disso, o bombeamento de prótons gera um gradiente de pH de 0,5 a 1 unidade de pH aproximadamente. O componente elétrico do gradiente de prótons fornece uma força motriz para a absorção passiva de K” através dos canais de K* regulados por voltagem, discutidos no Capítulo 6. Acredita-se que o cloreto seja absorvido por um transportador de próton-cloreto do tipo simporte. Assim, ambos os componentes do gradiente de prótons eletroquímico gerado pelo bombeamento de prótons dependente da luz azul desempenham papéis fundamentais na captação de íons para a abertura dos estômatos. Os cloroplastos das células-guarda (ver Figura 10.1) contêm grãos de amido grandes. Diferentemente do que acontece nos cloroplastos do mesofilo, o teor de amido nas células-guarda diminui durante a abertura estomática na parte da manhã e aumenta durante o fechamento ao final do dia. O amido, um polímero de glicose, insolúvel e de elevado peso molecular, não contribui para o potencial osmótico da célula, mas a sua hidrólise em glicose e frutose e a acumulação subsequente de sacarose (ver Figura 10.8B) causam uma diminuição no potencial osmótico (ou aumento da

pressão osmótica) das células-guarda. No processo inverso, a síntese do amido reduz a concentração de açúcar, resultando em um aumento do potencial osmótico da célula que, conforme prevê a hipótese de amido-açúcar, está associado ao fechamento estomático. Com a descoberta do papel fundamental dos íons potássio e seus contraíons na osmorregulaAbertura estomática (um) e—s 25 MN [>] 275 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos ção das células-guarda, a hipótese de amido-açúcar deixou de ser considerada importante. No entanto, será visto agora que a sacarose, uma importante molécula osmorreguladora na hipótese de amido-açúcar, desempenha um papel importante na osmorregulação das células-guarda (ver Ensaio 10.2 na internet). A sacarose é um soluto osmoticamente ativo nas células-guarda Estudos recentes do andamento diário dos movimentos estomáticos em folhas intactas mostram que o conteúdo de potássio nas células-guarda aumenta paralelamente à abertura estomática no início da manhã, mas decresce no início da tarde sob condições nas quais a abertura continua a aumentar. Por outro lado, o conteúdo de sacarose aumenta lentamente pela manhã, e, com o efluxo de potássio, a sacarose torna-se o soluto osmoticamente ativo dominante nas células-guarda. O fechamento estomático no final do dia é acompanhado por um decréscimo no conteúdo de sacarose (Figura 10.9). Esses padrões osmorreguladores foram observados em células-guarda tanto de V. faba como de cebola cultivadas em condições de casa de vegetação ou câmara de crescimento. Uma implicação dessas características osmorreguladoras é que a abertura dos estômatos está associada primordialmente à absorção de K*, e o fechamento, a um decréscimo no conteúdo de sacarose (ver Figura 10.9). A função das distintas fases osmorreguladoras dominadas por K* ou sacarose não é clara; o K* pode ser o soluto de escolha para a abertura diária que ocorre ao nascer do sol. A fase de sacarose pode ser associada à coordenação dos movimentos estomáticos na epiderme com taxas de fotossíntese no mesofilo. F a 27225 & Abertura estomática b E) 155 3 a > a > fo) E — - las ?P - 1,75 s A o Ee) o D» N “RA: a - Conteúdo 2 -1,25 0 de sacarose aa BE o E q o E. - 0,75 Q 415 o 5 8 E) | | | | | > | 0,25 | É [É O [É cm E É E E em = [e»] — m Fe) = q ps mM — — — — — N N Hora do dia Figura 10.9 Andamento diário das mudanças na abertura estomática e nos conteúdos de potássio e sacarose das células-guarda de folhas intactas de fava (V. faba). Esses resultados indicam que as

alterações no potencial osmótico, necessárias para a abertura estomática pela manhã, são mediadas pelo potássio e por seus contraíons, enquanto as mudanças que ocorrem à tarde são mediadas pela sacarose. (De Talbott e Zeiger, 1998.)

 Onde são originados os solutos osmoticamente ativos? Foram identificadas três importantes rotas metabólicas distintas, que podem suprir as células-guarda com solutos osmoticamente ativos (ver Figura 10.8): 1. A absorção de K' e CI" do apoplasto, acoplados à biossíntese de malato" dentro das células-guarda (ver Figura 10.84). 2. A produção de sacarose no citoplasma das células-guarda a partir de precursores originários da hidrólise do amido nos cloroplastos dessas células (ver Figura 10.8B). 3. A produção de sacarose a partir de precursores feita na rota fotossintética de fixação de carbono nos cloroplastos das células-guarda (ver Figura 10.80). Dependendo das condições, uma ou mais rotas osmorreguladoras podem estar ativas. Por exemplo, durante a abertura estomática estimulada pela luz vermelha, em epidermes isoladas de V. faba mantidas em concentrações ambientes de CO,, o soluto dominante nas células-guarda é a sacarose gerada pela rota de fixação fotossintética de carbono nos cloroplastos das células-guarda, sem absorção detectável de K' ou degradação do amido (ver Figura 10.8€C). No entanto, em ar livre de CO,, a fixação fotossintética de carbono é inibida, e a abertura estimulada por luz vermelha está associada ao acúmulo de K* (ver Figura 10.84; ver também Tópico 10.2 na internet). Algumas rotas osmorreguladoras incomuns são utilizadas na natureza. Os cloroplastos das células-guarda da orquídea Paphiopedilum não possuem clorofila. Os estômatos de Paphiopedilum abrem-se em resposta à luz azul e não mostram a abertura típica estimulada pela luz vermelha. Por outro lado, os estômatos da pteridófita Adiantum não mostram uma resposta específica à luz azul e se abrem em resposta à luz vermelha. As células-guarda de Adiantum têm um número muito grande de cloroplastos, e sua abertura dependente da luz vermelha é bloqueada pela DCMU, um inibidor do transporte fotossintético de elétrons. Isso indica a participação da fotossíntese das células-guarda na abertura estimulada pela luz vermelha. No entanto, os estômatos de Adiantum acumulam K* em concentrações ambientes de CO, e são insensíveis ao CO,, tanto no escuro como sob luz vermelha. É intrigante que essas características osmorreguladoras incomuns estejam associadas a um número excepcionalmente grande de cloroplastos nessas células-guarda. Além disso, os estômatos de Adiantum são altamente incomuns em sua falta de

sensibilidade à luz azul. Em comparação, a sensibilidade ao CO, e à luz azul mostrou-se linearmente relacionada à abertura estomática em V. faba. Esses resultados sugerem que a falta de uma resposta à luz azul e a insensibilidade ao CO, em Adiantum poderiam estar associadas a um sistema sensorial de transdução da luz azul defeituoso. As características incomuns, contrastantes, de Paphiopedilum e Adiantum ilustram a notável plasticidade funcional das células-guarda, também mostrada em outros estudos na folha intacta. Essas características plásticas incluem aclimatações das respostas à luz azul e ao CO, e mudanças diárias nas taxas fotossintéticas das células-guarda. Isso é detalhadamente descrito no Ensaio 10.3 na internet. Mediação da fotorrecepção da luz azul em células-guarda por zeaxantina Estômatos do mutante npg1 (quenching não fotoquímico, de nonphotochemical quenching) de Arabidopsis carecem de uma resposta específica à luz azul. Essa especificidade é importantíssima, porque, como dito anteriormente, as células-guarda têm diferentes mecanismos mediadores da resposta à luz azul. O mutante npgl tem uma lesão na (A) 227 Luz vermelha de fundo: 100 umol m2s! a 2,0E no S1,8F = phot?/phot2 E 2 1,6 U S 5 140 npg1 uu 1,2 jm I | l | l | 0 20 40 60 80 100 Taxa de fluência de luz azul (umol m 25!) (B) 3,5, E Ed Tipo selvagem S s "TÚ E 2,5 im o Ki [1º] Ko) [3 U 4,5 | I I I 0 5 10 15 20 Taxa de fluência de luz azul (umol m 25!) Figura 10.10 (A) Sensibilidade à luz azul do mutante npgf, sem zeaxantina, e do mutante duplo phot1/phot2, sem fototropina. As respostas à luz azul são estudadas sob 100 mol m? s! de luz vermelha para impedir a abertura estomática resultante da estimulação da fotossíntese pela luz azul. O escuro é mostrado como taxa de fluência zero. Nenhum dos mutantes demonstra abertura quando iluminado com 10 umol m? s"! de luz azul. O mutante phot7/phot2 abre-se em taxas de fluência mais elevadas de luz azul, enguanto o mutante npg1 não demonstra qualquer abertura estimulada pela luz azul. Na verdade, os estômatos de npg1 fecham-se, muito provavelmente devido a um efeito fotoinibidor da luz azul adicional na abertura induzida pela fotossíntese. (B) Abertura estimulada pela luz azul no tipo selvagem. Observe a escala reduzida do eixo y, mostrando a magnitude reduzida da abertura dos estômatos de phot1/phot2, em comparação com a resposta do tipo selvagem. (De Talbott et al., 2002.)

s) o) Sal [o] | Células-guarda Células do mesofilo 6h 9h I 12h 15h Zeaxantina (mmol mol”! Chl a + b) 18h 21h DO — Bs | 6 im Fendas Fenda estomática (um) 0 I | I I I a) 6h 9h 12h 15h 18h 21h Hora do dia enzima que converte o carotenoide violaxantina em zeaxantina. Dos Capítulos 7 e 9, sabe-se que a zeaxantina é um componente do ciclo da xantofila dos cloroplastos (ver Figura 7.33), o qual protege os pigmentos fotossintéticos do excesso de energia de excitação. Além disso, a zeaxantina atua como um fotorreceptor de luz azul nas células-guarda, mediando a abertura estomática estimulada pela luz azul. Evidências convincentes para esse papel da zeaxantina vêm da observação de que, na ausência de zeaxantina, as células-guarda de npq1 carecem de uma resposta específica à azul-luz (Figura 10.10). Uma evidência adicional indica ainda que a zeaxantina é um fotorreceptor de luz azul nas células-guarda: e Na abertura diária dos estômatos, em folhas intactas, a radiação incidente, o conteúdo de zeaxantina das células-guarda e as fendas estomáticas estão intimamente relacionados (Figura 10.11). e O espectro de absorção da zeaxantina (Figura 10.12) aproxima-se muito do espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul (ver Figura 10.4). * Asensibilidade das células-guarda à luz azul aumenta como uma função de sua concentração de zeaxantina. A conversão da violaxantina em zeaxantina depende do pH do lume do tilacoide. O bombeamento de prótons na membrana do tilacoide, impulsionado pela luz, acidifica o compartimento do lume e aumenta a concentração de zeaxantina (Figura 10.13). Em função 277 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos Figura 10.11 O conteúdo de zeaxantina das células-guarda segue de perto a radiação fotossinteticamente ativa e as fendas estomáticas. (A) Andamento diário da radiação fotossinteticamente ativa que atinge a superfície foliar (traçado vermelho) e do conteúdo de zeaxantina das células-guarda (traçado azul) e das células do mesofilo (traçado verde) de folhas de V. faba cultivadas em casa de vegetação. As áreas brancas dentro do gráfico salientam a sensibilidade contrastante do ciclo da xantofila nos cloroplastos do mesofilo e das células-guarda sob as baixas irradiâncias que prevalecem no início e no final do dia. (B) Fendas estomáticas nas mesmas folhas utilizadas para a medição do conteúdo celular de zeaxantina. PPFD, fluxo de fótons fotossintéticos. (De Srivastava e Zeiger, 1995.) dessa propriedade do

ciclo das xantofilas, as células-guarda iluminadas com luz vermelha acumulam zeaxantina. Quando as células-guarda de epiderme destacada, tratadas com taxas crescentes de fluência de luz vermelha, são expostas a um pulso curto de luz azul, a abertura estomática estimulada pela luz azul resultante é linearmente relacionada à taxa de fluência do pré-tratamento de luz vermelha e ao conteúdo de zeaxantina das células-guarda, no momento da aplicação do pulso de luz azul. * A abertura estomática estimulada pela luz azul é inibida por 3 mM de ditiotreitol (DT'T), e a inibição é dependente da concentração. A formação de zeaxantina é bloqueada pelo DT'T, um agente redutor que reduz as pontes S-S a grupos -SH e inibe efetivamente a enzima que converte a violaxantina em zeaxantina. O DTT não bloqueia a abertura estimulada pela luz vermelha. º A espécie de CAM facultativa Mesembryanthemum crystallinum muda seu metabolismo de carbono de C, para o modo CAM em resposta ao estresse salino. No modo C,, os estômatos acumulam zeaxantina e abrem-se em resposta à luz azul. A indução de CAM inibe tanto a acumulação de zeaxantina quanto a capacidade das células-guarda de se abrir em resposta à luz azul. 1 mm Espectro de o8t absorção da E zeaxantina, e) e 0,6 «o E fo) 8 0,4 < 0,2 0 | I | 350 400 450 450 550 Comprimento de onda (nm) Figura 10.12 Espectro de absorção da zeaxantina em etanol. (Cortesia do Professor Wieslaw Gruszecki.)

luminosa (PPED) Tilacoide granal — ADD Hr E) Ciclo da xantofila Percepção da luz RR Zeaxantina CLOROPLASTO Concentrações mais altas de CO> aumentam a taxa de fixação do CO,, alcalinizam o lume e reduzem o conteúdo de zeaxantina da célula-guarda Ribulose-1,5- Co, -bifosfato N Carboxilação Ciclo de Calvin-Benson Regeneração É Triose fosfato CITOPLASMA Regulação do sinal pelo Radio phot1 phot2 E AP E (ADP) C-terminal ESA H*-ATPase Inativo S/AP = Extremidade Ativo Figura 10.13 Papel da zeaxantina na percepção da luz azul em células-guarda. A concentração de zeaxantina nas células-guarda varia com a atividade do ciclo da xantofila. A enzima que converte a violaxantina em zeaxantina é uma proteína integral do tilacoide que apresenta um pH ótimo de 5,2. A acidificação do lume estimula a formação da zeaxantina, e a alcalinização favorece a formação da violaxantina. O pH do lume depende da densidade do fluxo de fótons fotossintéticos (mais eficientes nos comprimentos de onda azul e vermelho; ver Capítulo 7) e da taxa de síntese de ATP, a qual consome energia e dissipa o gradiente de pH através do tilacoide. Assim, a atividade fotossintética dos cloroplastos das células-guarda, o pH do lume, o conteúdo de zeaxantina e a sensibilidade à luz azul têm um papel interativo na regulação da abertura Reversão por luz verde da abertura estimulada pela luz azul A abertura estimulada pela luz azul é suprimida pela luz verde na região dos 500 a 600 nm do espectro. A resposta à luz azul é inibida quando as células-guarda são estimuladas simultaneamente com luz azul e verde (ver Ensaio estomática. Comparados com seus correspondentes do mesofilo, os cloroplastos das células-guarda são enriquecidos no fotossistema Ile possuem taxas de transporte de elétrons muito altas e taxas de fixação fotossintética de carbono baixas. Essas propriedades favorecem a acidificação do lume em baixos fluxos de fótons e explicam a formação de zeaxantina no cloroplasto da célula-guarda cedo pela manhã (ver Figura 10.11). A regulação do conteúdo de zeaxantina pelo pH do lume e a ligação íntima entre o pH do lume e a atividade do ciclo de Calvin-Benson no cloroplasto da célula-guarda sugerem que as taxas de fixação de dióxido de carbono no cloroplasto da célula-guarda podem regular as concentrações de zeaxantina e integrar a percepção da luz e do CO, nas células-guarda (ver Ensaio 10.3 na internet). 10.4 na internet). A luz verde

também reverte a abertura estomática estimulada pela luz azul em experimentos de pulso (Figura 10.14). Estômatos em epidermes destacadas abrem-se em resposta a um pulso de luz azul de 30s, e a abertura cessa se o pulso de luz azul for seguido por um pulso de luz verde. A abertura reinicia se o pulso de luz verde for seguido por um segundo pulso de luz azul, em

Pulso de luz: Azul-verde YO Abertura estomática Azul-verde-azul l -10 0 10 20 30 40 Tempo (min) Figura 10.14 Reversibilidade azul/verde dos movimentos estomáticos. Os estômatos abrem-se quando é administrado um pulso de 30 s de luz azul (1.800 umol m? s!) sob luz vermelha contínua de fundo (120 umol m? s!). Um pulso de luz verde (3.600 umol ms") aplicado depois do pulso de luz azul bloqueia a resposta à luz azul. A abertura é restaurada após a aplicação de um segundo pulso de luz azul, dado após o pulso de luz verde. (De Frechilla et al., 2000.) uma resposta análoga à reversibilidade vermelho/vermelho-distante das respostas ao fitocromo. A reversibilidade da resposta azul/verde tem sido descrita em estômatos de epidermes isoladas de várias espécies, sendo também observada em folhas intactas (ver Ensaio 10.4 na internet). Estômatos de folhas intactas de Arabidopsis iluminados com luz azul, vermelha e verde em uma câmara de crescimento ampliam sua fenda quando a luz verde é desligada e reduzem-na quando a luz verde é ligada novamente (Figura 10.15). Essa resposta à luz verde não pode ser mediada pela fotossíntese no mesofilo ou nas células-guarda, porque seria esperado que os estômatos se fechassem em resposta à menor taxa fotossintética devido ao sinal de luz verde "apagada". A abertura mediada pela luz verde não é observada se a luz verde for desligada em experimentos com folhas iluminadas apenas com luz vermelha e verde. Assim, a resposta de abertura em relação à luz verde é vista somente na presença de luz azul, como a observada nos experimentos com epidermes isoladas. Uma importante implicação ecofisiológica dessas respostas estomáticas à luz verde na folha intacta é que seria esperado que os fótons verdes da radiação solar reduzissem a resposta estomática à luz azul sob condições naturais. Estômatos do mutante duplo phot1/phot? sem fototropina respondem à luz azul e se abrem ainda mais quando a luz verde é desligada, porém estômatos do mutante npqg1 sem zeaxantina não o fazem (ver Figura 10.15). Esses re279 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos (A) Tipo selvagem 35 Fenda (um) N ad [04] (e) Ed [o Fenda (um) 1,0 (C) phot?/phot2 2,0m 1,5 1,05 Fenda (um) 0,5 jm | | I | | | | | 20 40 60 80 100 120 140 160 Tempo (min) EE Luz verde Luz vermelha Luz azul Figura 10.15 A luz verde regula as fendas estomáticas em folhas intactas. Estômatos de folhas intactas de Arabidopsis, cultivadas em uma câmara de crescimento sob luz

azul, vermelha e verde, abrem-se quando a luz verde é removida e se fecham quando a luz verde é recolocada. A luz azul é requerida para a expressão desta sensibilidade dos estômatos à luz verde. Estômatos do mutante npqgf1, sem zeaxantina, deixam de responder à luz verde, enquanto estômatos do mutante duplo phot1/phot? têm uma resposta semelhante aquela do tipo selvagem. (De Talbott et al., 2006.) 0,0 ot sultados indicam que a reversão pela luz verde da resposta à luz azul requer zeaxantina, mas não fototropina. Um espectro de ação para a reversão, no verde, da abertura estimulada pela luz azul mostra um máximo em 540 nm e dois picos menores em 490 e 580 nm (Figura 10.16). Um espectro de ação desse tipo descarta a possibilidade de envolvimento de fitocromo ou clorofilas. Em vez disso, esse espectro é notavelmente similar ao espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz

Reversão E estimulada pela luz VT pela luz azul verde E GS > ty Fw SE 2o = 25 ES qo xXx — Ee l l l 350 400 450 500 550 600 Comprimento de onda (nm) Figura 10.16 Espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul e sua reversão pela luz verde. O espectro de ação da abertura estimulada pela luz azul foi obtido em medições da transpiração em função do comprimento de onda em folhas de trigo mantidas sob luz de fundo vermelha. O espectro de ação da reversão pela luz verde da abertura estimulada pela luz azul foi calculado a partir de medições de alterações nas fendas estomáticas de epidermes isoladas de V. faba, irradiadas com uma taxa de fluência constante de luz azul e diferentes comprimentos de onda de luz verde. Observe que os dois espectros são semelhantes, com o espectro para a reversão pela luz verde deslocado cerca de 90 nm. Deslocamentos semelhantes do espectro para o vermelho foram observados após a isomerização de carotenoides em um ambiente proteico. (Curva da esquerda de Karlsson, 1986; curva da direita de Frechilla et al., 2000.) azul, deslocado para o vermelho (deslocado em direção à banda mais longa de ondas vermelhas do espectro) por cerca de 90 nm. Deslocamentos espectrais semelhantes para o vermelho foram observados após a isomerização de carotenoides em um ambiente proteico. Como discutido anteriormente, o espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul corresponde ao espectro de absorção da zeaxantina (ver Figura 10.12). Estudos espectroscópicos mostraram que a luz verde é muito eficaz na isomerização da zeaxantina. Essa isomerização muda a orientação da molécula dentro da membrana, uma transição que seria muito eficaz como um sinal de transdução. Um complexo carotenoide-proteína detecta a intensidade da luz Um complexo carotenoide-proteína que funcione como um sensor da intensidade da luz fornece um sistema modelo para o fotociclo azul-verde em células-guarda (ver Ensaio 10.5 na internet). A proteína carotenoide laranja (OCP, orange carotenoid protein) é uma proteína solúvel associada à antena do ficobilissomo do fotossistema Il em cianobactérias. Lembre-se que, no Capítulo 7, foi dito que as cianobactérias são bactérias fotossintetizantes comuns em água doce e em ambientes marinhos. A OCP é uma proteína de 35 kDa que contém um único carotenoide ligado não covalentemente, 3-hidroxiequinenona.

Zeaxantina e 3-hidroxiequinenona têm estruturas químicas intimamente relacionadas e ambas derivam do B-caroteno. oH WON NONO NONO NOR HO E Zeaxantina Fo) 3'-hidroxiequinenona A forma ativa da OCP é essencial para a indução de fotoproteção em cianobactérias fotossintetizantes. Além disso, o fotociclo resultante da interconversão das formas que absorvem luz azul ou verde da OCP atua como um sensor de luz eficaz. Essas descobertas sugerem enfaticamente que a reversibilidade da abertura estomática em resposta à iluminação com pulsos consecutivos de luz azul e verde resulta da operação de um fotociclo. Esse fotociclo muito provavelmente é mediado por uma zeaxantina ligada a uma proteína, convertida pela luz azul em uma forma fisiologicamente ativa que absorve luz verde e reconvertida pela luz verde em uma forma inativa que absorve luz azul. É também de interesse que o quenching da fluorescência estimulado pela luz azul, provavelmente associado à fotoproteção, tem sido observado em cloroplastos de células-guarda e coleóptilos das plantas superiores, em paralelo com a observação da OCP em cianobactérias. Na década de 1940, a descoberta de carotenoides na ponta que detecta a luz azul do coleóptilo (ver Tópico 10.3 na internet) sugeriu que os carotenoides, que absorvem luz azul, seriam os possíveis fotorreceptores desse tipo de luz, mas a hipótese foi descartada devido à meia-vida muito curta da molécula de carotenoide excitada. A OCP representa o primeiro caso claramente documentado de um carotenoide ligado a uma proteína que funciona como um fotorreceptor, e de um complexo proteína-carotenoide que percebe a intensidade da luz. A notável similaridade entre algumas das propriedades da OCP das cianobactérias e da percepção da luz azul pela zeaxantina no cloroplasto da célula-guarda deve estimular futuras pesquisas em ambos os sistemas. O poder de resolução da fotofisiologia Vamos considerar um experimento fictício. Você é designado para pesquisar a resposta estomática à luz azul em uma nova espécie de planta recentemente descoberta no deserto de Serengeti na África. Suponha que, como na maioria das espécies de plantas na vida real, as células epidérmicas dessa espécie não têm cloroplastos. Uma vez que

a espécie cresce em um ambiente de luminosidade alta, você verifica, em primeiro lugar, a resposta estomática à luminosidade alta após um período de escuro. Você usa um filtro de luz azul com transmissão máxima ao redor de 450 nm e expõe uma folha à luz solar filtrada por esse filtro. É possível observar que, depois de alguns minutos, os estômatos abrem-se. O que você pode dizer sobre a resposta estomática? Pode ser que o mesofilo da folha tenha respondido à luz azul com altas taxas de fotossíntese, e a concentração intercelular de CO, tenha decrescido. Os estômatos teriam, então, aberto em resposta a uma redução no CO, intercelular. Alternativamente, os estômatos poderiam ter respondido à luz azul diretamente. Você pode distinguir entre as duas possibilidades removendo tiras de epiderme da folha e incubando os estômatos isolados sob luz azul. Se os estômatos abrem-se quando isolados, o experimento mostra que eles possuem uma resposta direta à luz azul. Depois, você quer fazer perguntas sobre a natureza dos fotorreceptores das células-guarda. A fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda pode ter mediado a resposta. Se fosse esse o caso, você poderia obter abertura substituindo a luz azul por luz vermelha? Um resultado positivo com luz vermelha envolveria a fotossíntese, e você pode confirmar a operação da fotossíntese em células-guarda incubando os estômatos sob luz azul ou vermelha na presença do inibidor de fotossíntese DCMU (ver Figura 7.28). E se a luz vermelha não deu qualquer resposta? Se isso acontecer, a fotossíntese pode ser descartada, e você pode testar as respostas à luz azul ou à luz vermelha/ vermelho-distante. Você pode testar a operação de um fotorreceptor de luz azul verificando se a luz verde inverte a abertura estimulada pela luz azul. Alternativamente, um fotorreceptor de luz azul típico mostraria crescente abertura estomática sob taxas constantes de baixa fluência de luz azul e taxas de fundo de fluência crescente de luz vermelha. Uma resposta de fitocromos (como aqueles no Tópico 10.4 na internet) poderia ser determinada substituindo-se a luz azul de excitação por luz vermelha e, em seguida, verificando-se se a luz vermelho-distante fecha os estômatos e a luz vermelha os reabre. Os princípios utilizados nesse experimento mental podem ser aplicados aos resultados de pesquisa. Tomemos, por exemplo, a observação dos resultados extraordinários mostrados na Figura 10.15, sobre experimentos em câmara de crescimento com folhas intactas de

Arabidopsis, mostrando que os estômatos das folhas iluminadas com luz azul, vermelha e verde se abrem quando a luz verde é desligada e se fecham quando a luz verde é ligada no281 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos vamente. Poderíamos estar lidando com uma resposta induzida pela fotossíntese nesse experimento? Isso é improvável, pois a fluência total da luz diminuiu quando a luz verde foi desligada, porém a abertura estomática aumentou. No entanto, ligando ou desligando a luz verde, na presença de somente luz vermelha, não houve qualquer alteração nas fendas estomáticas, indicando que a luz azul é necessária para a resposta à luz verde e que estamos provavelmente lidando com a ciclagem azul-verde. Uma análise fotofisiológica também pode ser muito útil para a interpretação dos resultados de pesquisa. Por exemplo, o mutante duplo phot1/phot2, sem fototropina, responde à luz verde em experimentos com luz verde/ azul/vermelha com uma pequena, mas totalmente reprodutível, abertura. No entanto, o mutante sem zeaxantina, npq, não responde à luz verde. Esses resultados têm implicações importantes. Ambos, phot1/phot2 e npql, têm lesões em seus mecanismos sensoriais de transdução associados a suas respostas à luz azul e ao ciclo azul-verde, e ainda phot1/phot2 responde à luz verde, enquanto npq1 não. Isso indica que a lesão genética no npg1 desativou o ciclo azul-verde, enquanto a resposta em phot1/phot2 parece inalterada. Em uma publicação de 2013 sobre phot1/phot2, Ken-Ichiro Shimazaki e colaboradores discutem como as fototropinas estão associadas a várias respostas de luz azul, sem uma cascata sensorial de transdução comum. É a cascata npq1 diferente, partilhando a sensibilidade à luz azul, mas ressaltando componentes diferentes? A análise fotofisiológica pode ajudar a entender essas questões. A resposta específica à luz azul pode ser revertida pela luz verde; o componente azul da resposta fotossintética é bloqueado por luz vermelha saturante, e a resposta do fitocromo é reversível pela luz vermelho-distante. Aplicações dessas abordagens foram ilustradas anteriormente. Por exemplo, os resultados obtidos mostraram que a abertura estomática estimulada pela luz azul observada no mutante de Arabidopsis npql não pode ser revertida pela luz verde, mas é revertida pela luz vermelho-distante, indicando que o fotorreceptor envolvido é o fitocromo. Por outro lado, a abertura estimulada pela luz azul observada com estômatos de phot1/phot2 é reversível pela luz verde, indicando que um fotorreceptor específico para a luz azul está mediando a

resposta. Esses resultados excitantes ilustram como a utilização de mutantes genéticos bem definidos, combinados com ferramentas fisiológicas de alta resolução, pode responder a muitas questões não resolvidas da fotobiologia das células-guarda.

 RESUMO Os estômatos são características estruturais da maioria das plantas. Cada estômato consiste em uma fenda microscópica, que permite a comunicação entre o interior da folha e o ambiente externo, e um par de células-guarda, que circundam a fenda. As células-guarda podem ser ladeadas por células subsidiárias especializadas que as distinguem das demais células epidérmicas. Células-guarda respondem a sinais ambientais alterando suas dimensões, regulando, assim, o tamanho da fenda estomática. Estômatos são uma adaptação crucial para evitar a dessecação — eles se fecham quando a água é limitante e se abrem em condições que favoreçam a fotossíntese. A força motriz para os movimentos estomáticos é a pressão de turgor. Abertura estomática dependente da luz * A luz é o estímulo dominante que causa a abertura estomática. As duas principais forças motrizes para a abertura estomática dependente da luz são a fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda e uma resposta específica à luz azul. Um inibidor do transporte de elétrons na fotossíntese, a DCMU, também inibe a abertura estomática, indicando que o processo fotossintético desempenha um papel na abertura dos estômatos. A inibição, no entanto, é apenas parcial, ou seja, outros mecanismos de abertura devem estar ativos. Um importante segundo mecanismo é uma resposta estomática específica à luz azul (Figura 10.1). Pesquisadores usam experimentos de feixe duplo para estudar a resposta estomática à luz azul. Um espectro de ação para a resposta estomática à luz azul obtido sob luz vermelha saturada mostra um padrão característico de três picos (Figuras 10.3, 10.4). Movimentos estomáticos estimulados pela luz são movidos por mudanças na regulação osmótica das células-guarda. A luz azul estimula uma H*-ATPase na membrana plasmática da célula-guarda, gerando um gradiente eletroguímico que induz a absorção de íons (Figuras 10.5-10.7). A luz azul também estimula a degradação do amido e a biossíntese do malato. A acumulação de sacarose e K* e seus contraíons dentro das células-guarda conduz à abertura estomática (Figura 10.8). Cloroplastos de células-guarda em geral contêm grandes grãos de amido. Diferente do que acontece nos cloroplastos do mesofilo, o teor de amido nos cloroplastos das células-guarda diminui durante a abertura estomática na parte da manhã e aumenta durante o fechamento no final do dia. A qualidade da luz pode alterar a

atividade das diferentes rotas osmorreguladoras que modulam os movimentos estomáticos. A abertura estomática está principalmente associada à captação de K*. O fechamento estomático está associado à uma perda de K* e a um decréscimo no teor de sacarose (Figura 10.9). Mediação da fotorrecepção da luz azul em células-guarda por zeaxantina e O carotenoide do cloroplasto, zeaxantina, tem sido implicado na fotorrecepção da luz azul nas células-guarda (Figura 10.10). e A abertura diária dos estômatos, a radiação incidente, o conteúdo de zeaxantina na célula-guarda e as fendas estomáticas estão intimamente relacionados (Figura 10.11). e O espectro de absorção da zeaxantina é igual ao espectro para a abertura estomática estimulada pela luz azul (Figuras 10.4, 10.12). e A abertura estomática estimulada pela luz azul é bloqueada se a acumulação de zeaxantina nas células-guarda for bloqueada. A manipulação do conteúdo de zeaxantina em células-guarda permite a regulação de sua resposta à luz azul (Figura 10.13). Reversão por luz verde da abertura estimulada pela luz azul e A resposta à luz azul apresentada pelas células-guarda é revertida pela luz verde (Figura 10.14). e A reversibilidade da resposta estomática à luz azul pela luz verde pode ser observada na folha intacta, indicando que essa modulação da resposta estomática tem implicações funcionais sob condições naturais (Figura 10.15). O mutante npqg1, sem zeaxantina, não mostra reversibilidade azul/verde, indicando que a zeaxantina é necessária para a resposta. Mutantes sem fototropina mostram reversibilidade azul/ verde normal. O espectro de ação da reversão do verde assemelha-se ao espectro de ação da abertura estimulada pela luz azul e ao espec tro de absorção da zeaxantina (Figura 10.16). Um complexo de proteína-carotenoide em cianobactéria, a proteína carotenoide laranja (OCP), mostra reversibilidade azul/ verde e funciona como um sensor de luz. A OCP fornece um modelo molecular para a detecção de luz azul por zeaxantina em células-guarda. O poder de resolução da fotofisiologia e Os princípios fotofisiológicos adicionam excelente poder de diagnóstico para a análise da pesquisa com células-guarda. Por exemplo, a resposta específica à luz azul pode ser revertida pela luz verde; o componente azul da resposta fotossintética é bloqueado por luz vermelha saturante; e a resposta do fitocromo é reversível pela luz vermelho-distante. Abertura estomática estimulada por luz azul observada no mutante npg1 de Arabidopsis não pode ser revertida pela luz verde, mas é revertida pela luz vermelho-distante,

indicando que o fotorreceptor envolvido é o fitocromo. Por outro lado, a abertura estimulada por luz azul observada em estômatos phot1/phot2 é reversível pela luz verde, indicando que um fotorreceptor de luz azul específico medeia a resposta.

RESUMO

Os estômatos são características estruturais da maioria das plantas. Cada estômato consiste em uma fenda microscópica, que permite a comunicação entre o interior da folha e o ambiente externo, e um par de células-guarda, que circundam a fenda. As células-guarda podem ser ladeadas por células subsidiárias especializadas que as distinguem das demais células epidérmicas. Células-guarda respondem a sinais ambientais alterando suas dimensões, regulando, assim, o tamanho da fenda estomática. Estômatos são uma adaptação crucial para evitar a dessecação – eles se fecham quando a água é limitante e se abrem em condições que favoreçam a fotossíntese. A força motriz para os movimentos estomáticos é a pressão de turgor.

Abertura estomática dependente da luz

- A luz é o estímulo dominante que causa a abertura estomática. As duas principais forças motrizes para a abertura estomática dependente da luz são a fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda e uma resposta específica à luz azul.
- Um inibidor do transporte de elétrons na fotossíntese, a DCMU, também inibe a abertura estomática, indicando que o processo fotossintético desempenha um papel na abertura dos estômatos. A inibição, no entanto, é apenas parcial, ou seja, outros mecanismos de abertura devem estar ativos. Um importante segundo mecanismo é uma resposta estomática específica à luz azul (**Figura 10.1**).
- Pesquisadores usam experimentos de feixe duplo para estudar a resposta estomática à luz azul. Um espectro de ação para a resposta estomática à luz azul obtido sob luz vermelha saturada mostra um padrão característico de três picos (**Figuras 10.3, 10.4**).
- Movimentos estomáticos estimulados pela luz são movidos por mudanças na regulação osmótica das células-guarda. A luz azul estimula uma H^+-ATPase na membrana plasmática da célula-guarda, gerando um gradiente eletroquímico que induz a absorção de íons (**Figuras 10.5-10.7**).
- A luz azul também estimula a degradação do amido e a biossíntese do malato. A acumulação de sacarose e K^+ e seus contraíons dentro das células-guarda conduz à abertura estomática (**Figura 10.8**).
- Cloroplastos de células-guarda em geral contêm grandes grãos de amido. Diferente do que acontece nos cloroplastos do mesofilo, o teor de amido nos cloroplastos das células-guarda diminui durante a abertura estomática na parte da manhã e aumenta durante o fechamento no final do dia.
- A qualidade da luz pode alterar a atividade das diferentes rotas osmorreguladoras que modulam os movimentos estomáticos. A abertura estomática está principalmente associada à captação de K^+. O fechamento estomático está associado à uma perda de K^+ e a um decréscimo no teor de sacarose (**Figura 10.9**).

Mediação da fotorrecepção da luz azul em células-guarda por zeaxantina

- O carotenoide do cloroplasto, zeaxantina, tem sido implicado na fotorrecepção da luz azul nas células-guarda (**Figura 10.10**).
- A abertura diária dos estômatos, a radiação incidente, o conteúdo de zeaxantina na célula-guarda e as fendas estomáticas estão intimamente relacionados (**Figura 10.11**).
- O espectro de absorção da zeaxantina é igual ao espectro para a abertura estomática estimulada pela luz azul (**Figuras 10.4, 10.12**).
- A abertura estomática estimulada pela luz azul é bloqueada se a acumulação de zeaxantina nas células-guarda for bloqueada. A manipulação do conteúdo de zeaxantina em células-guarda permite a regulação de sua resposta à luz azul (**Figura 10.13**).

Reversão por luz verde da abertura estimulada pela luz azul

- A resposta à luz azul apresentada pelas células-guarda é revertida pela luz verde (**Figura 10.14**).
- A reversibilidade da resposta estomática à luz azul pela luz verde pode ser observada na folha intacta, indicando que essa modulação da resposta estomática tem implicações funcionais sob condições naturais (**Figura 10.15**).
- O mutante *npq1*, sem zeaxantina, não mostra reversibilidade azul/verde, indicando que a zeaxantina é necessária para a resposta. Mutantes sem fototropina mostram reversibilidade azul/verde normal.
- O espectro de ação da reversão do verde assemelha-se ao espectro de ação da abertura estimulada pela luz azul e ao espectro de absorção da zeaxantina (**Figura 10.16**).
- Um complexo de proteína-carotenoide em cianobactéria, a proteína carotenoide laranja (OCP), mostra reversibilidade azul/verde e funciona como um sensor de luz. A OCP fornece um modelo molecular para a detecção de luz azul por zeaxantina em células-guarda.

O poder de resolução da fotofisiologia

- Os princípios fotofisiológicos adicionam excelente poder de diagnóstico para a análise da pesquisa com células-guarda. Por exemplo, a resposta específica à luz azul pode ser revertida pela luz verde; o componente azul da resposta fotossintética é bloqueado por luz vermelha saturante; e a resposta do fitocromo é reversível pela luz vermelho-distante. Abertura estomática estimulada por luz azul observada no mutante *npq1* de *Arabidopsis* não pode ser revertida pela luz verde, mas é revertida pela luz vermelho-distante, indicando que o fotorreceptor envolvido é o fitocromo. Por outro lado, a abertura estimulada por luz azul observada em estômatos *phot1/phot2* é reversível pela luz verde, indicando que um fotorreceptor de luz azul específico medeia a resposta.

283 Capítulo 10 e Biologia dos Estômatos MATERIAL DA INTERNET e Tópico 10.1 Percepção da luz azul e gradientes de luz Gradientes de luz dentro dos órgãos podem servir como mecanismos sensores. * Tópico 10.2 Osmorregulação das células-guarda e um interruptor metabólico ativado pela luz azul A luz azul controla as principais rotas osmorreguladoras nas células-guarda e nas algas unicelulares. e Tópico 10.3 O cloroplasto do coleóptilo Cloroplastos de coleóptilo e de células-guarda especializam-se em transdução sensorial. e Tópico 10.4 Respostas mediadas pelo fitocromo nos estômatos Estudos com a orquídea Paphiopedilum e o mutante de Arabidopsis sem zeaxantina, npg7, mostram que o fitocromo regula os movimentos estomáticos. Ensaio 10.1 Fotossíntese das células-guarda A fotossíntese nas células-guarda mostra características reguladoras únicas. Ensaio 10.2 Metabolismo de sacarose em células-guarda A sacarose está envolvida na função estomática por sua ação como um agente osmótico e substrato. Ensaio 10.3 A plasticidade das células-guarda A plasticidade funcional notável das células-guarda molda nosso conhecimento sobre a função dos estômatos. Ensaio 10.4 A reversibilidade azul/verde da resposta dos estômatos à luz azul As respostas das células-guarda à luz azul e verde estimulam um fotociclo exclusivo. Ensaio 10.5 A proteína carotenoide laranja Uma proteína fotorreceptora única mede o tempo e utiliza um cromóforo carotenoide. Leituras sugeridas Assmann, S. M. (2010) Hope for Humpty Dumpty. Systems biology of cellular signaling. Plant Physiol. 152: 470-449. Frechilla, S., Zhu, J., Talbott, L. D., and Zeiger, E. (1999) Stomata from npqgl, a zeaxanthin-less Arabidopsis mutant, lack a specific response to blue light. Plant Cell Physiol. 40: 949954. Frechilla, S., Talbott, L. D., Bogomolni, R. A, and Zeiger, E. (2000) Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. Plant Cell Physiol. 41: 171-176. lino, M. Ogawa, T., and Zeiger, E. (1985) Kinetic properties of the blue light response of stomata. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 8019-8023. Karlsson, P. E. (1986) Blue light regulation of stomata in wheat seedlings. II. Action spectrum and search for action dichroism. Physiol. Plant. 66: 207-210. Kirilovsky, D. and Kerfeld, C. A. (2013) The orange carotenoid protein: A blue-green light photoactive protein. Photochem. Photobiol. Sci. 12: 1135-1148. Lawson, T. (2009) Guard cell photosynthesis and stomatal function. New Phytol. 181: 13-34. Milanowska, J., and

Gruszecki, W. I. (2005) Heat-induced and light-induced isomerization of the xanthophyll pigment zeaxanthin. J. Photochem. Photobiol. B. 80: 178-186. Punginelli, C, Wilson, A. Routaboul, J. M., and Kirilovsky, D. (2009) Influence of zeaxanthin and echinenone binding on the activity of the orange carotenoid protein. Biochim. Biophys. Acta 1787: 280-288. Roelfsema, M. R. G,, Steinmeyer, R, Staal, M, and Hedrich, R. (2001) Single guard cell recordings in intact plants: Lightinduced hyperpolarization of the plasma membrane. Plant]. 26:1-13. Roelfsema, M. R. G. and Kollist, H. (2013) Tiny pores with a global impact. New Phytol. 197: 11-15. Spalding, E. P. (2000) Ion channels and the transduction of light signals. Plant Cell Environ. 23: 665-674. Srivastava, A., and Zeiger, E. (1995) Guard cell zeaxanthin tracks photosynthetic active radiation and stomatal apertures in Vicia faba leaves. Plant Cell Environ. 18: 813817. Talbott, L. D. Zhu, J., Han, S. W. and Zeiger, E. (2002) Phytochrome and blue light-mediated stomatal opening in the orchid, Paphiopedilum. Plant Cell Physiol. 43: 639-646. Talbott, L. D. Shmavyevich, I.J., Chung, Y., Hammad, J. W., and Zeiger, E. (2003) Blue light and phytochromemediated stomatal opening in the npq1 and photl phot? mutants of Arabidopsis. Plant Physiol. 133: 1522-1529. Talbott, L. D., Hammad, J. W. Harn, L. C, Nguyen, V., Patel, J., and Zeiger, E. (2006) Reversal by green light of blue lightstimulated stomatal opening in intact, attached leaves of Arabidopsis operates only in the potassium dependent, morning phase of movement. Plant Cell Physiol. 47: 333339. Zeiger, E., Talbott, L. D., Frechilla, S, Srivastava, A, and Zhu, J. X. (2002) The guard cell chloroplast: A perspective for the twenty-first century. New Phytol. 153: 415-424.

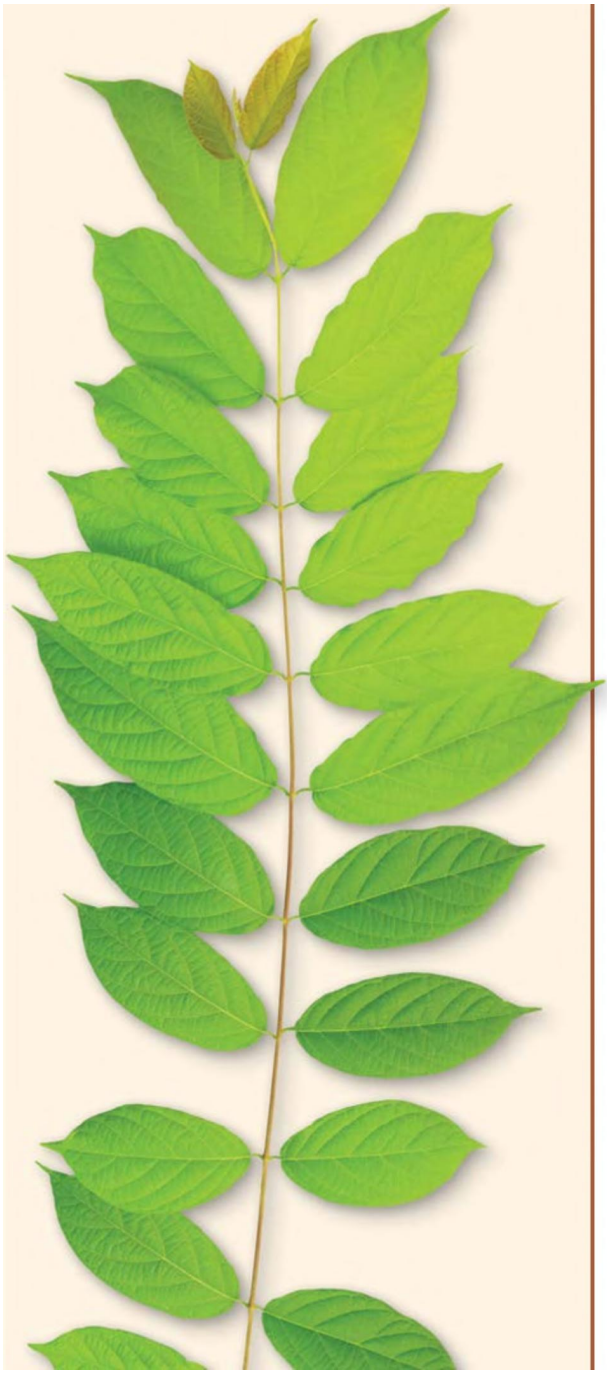
MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 10.1 Percepção da luz azul e gradientes de luz** Gradientes de luz dentro dos órgãos podem servir como mecanismos sensores.
- **Tópico 10.2 Osmorregulação das células-guarda e um interruptor metabólico ativado pela luz azul** A luz azul controla as principais rotas osmorreguladoras nas células-guarda e nas algas unicelulares.
- **Tópico 10.3 O cloroplasto do coleóptilo** Cloroplastos de coleóptilo e de células-guarda especializam-se em transdução sensorial.
- **Tópico 10.4 Respostas mediadas pelo fitocromo nos estômatos** Estudos com a orquídea *Paphiopedilum* e o mutante de *Arabidopsis* sem zeaxantina, *npq1*, mostram que o fitocromo regula os movimentos estomáticos.
- **Ensaio 10.1 Fotossíntese das células-guarda** A fotossíntese nas células-guarda mostra características reguladoras únicas.
- **Ensaio 10.2 Metabolismo de sacarose em células-guarda** A sacarose está envolvida na função estomática por sua ação como um agente osmótico e substrato.
- **Ensaio 10.3 A plasticidade das células-guarda** A plasticidade funcional notável das células-guarda molda nosso conhecimento sobre a função dos estômatos.
- **Ensaio 10.4 A reversibilidade azul/verde da resposta dos estômatos à luz azul** As respostas das células-guarda à luz azul e verde estimulam um fotociclo exclusivo.
- **Ensaio 10.5 A proteína carotenoide laranja** Uma proteína fotorreceptora única mede o tempo e utiliza um cromóforo carotenoide.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Translocação no Floema sobrevivência no ambiente terrestre impôs sérios desafios às plantas, principalmente quanto à necessidade de obter e de reter a água. Em resposta a essas pressões ambientais, as plantas desenvolveram raízes e folhas. As raízes fixam as plantas e absorvem água e nutrientes; as folhas absorvem luz e realizam as trocas gasosas. À medida que as plantas crescem, as raízes e as folhas tornam-se gradativamente separadas no espaço. Assim, os sistemas evoluíram de forma a permitir o transporte de longa distância e a tornar eficiente a troca dos produtos da absorção e da assimilação entre a parte aérea e as raízes. Os Capítulos 4 e 6 mostraram que, no xilema, ocorre o transporte de água e sais minerais desde o sistema de raízes até as partes aéreas das plantas. No floema, dá-se o transporte dos produtos da fotossíntese — particularmente os açúcares — das folhas maduras para as áreas de crescimento e armazenamento, incluindo as raízes. O floema também transmite sinais entre as fontes e os drenos na forma de moléculas reguladoras, e redistribui água e vários compostos pela planta. Todas essas moléculas parecem se mover com os açúcares transportados. Os compostos a serem redistribuídos, alguns dos quais inicialmente chegam às folhas maduras por meio do xilema, podem ser transferidos das folhas sem modificações ou ser metabolizados antes da redistribuição. A discussão que segue enfatiza a translocação no floema das angiospermas, já que a maioria das pesquisas tem sido desenvolvida nesse grupo de plantas. As gimnospermas serão brevemente comparadas com as angiospermas em termos de anatomia das células condutoras e suas implicações nos mecanismos de translocação. Inicialmente, são examinados alguns aspectos da translocação no floema, os quais têm sido amplamente estudados e, por isso, acredita-se que estejam bem compreendidos. Esses aspectos incluem a rota e os padrões de translocação, os materiais translocados no floema e as taxas de movimento. Na segunda parte deste capítulo, são discutidos os aspectos de translocação no floema que necessitam de investigação adicional. Estes abrangem o mecanismo de transporte no floema, incluindo os detalhes da ultraestrutura de elementos crivados e a magnitude do gradiente de pressão entre as fontes e os drenos; o carregamento e o descarregamento do floema; e a alocação e a partição dos produtos fotossintéticos. Por último, é explorada uma área que atualmente é objeto de intensas pesquisas: o floema como

rota de transporte de moléculas sinalizadoras, como proteínas e RNA.



 Rotas de translocação As duas rotas de transporte de longa distância — o floema e o xilema — estendem-se por toda a planta. O floema geralmente é encontrado no lado externo dos sistemas vasculares primário e secundário (Figuras 11.1 e 11.2). Nas plantas com crescimento secundário, o floema constitui a casca viva. Embora seja normalmente encontrado em posição externa ao xilema, o floema também é encontrado na região mais interna de muitas famílias de eudicotiledôneas. Nessas famílias, o floema apresenta-se nas duas posições e é denominado floema externo e interno, respectivamente. As células do floema que conduzem açúcares e outros compostos orgânicos pela planta são chamadas de elementos crivados. Elemento crivado é uma expressão abrangente que inclui os elementos de tubo crivado, altamente diferenciados e típicos das angiospermas, e as células crivadas, relativamente não especializadas encontradas em gimnospermas. Além dos elementos crivados, o floema contém as células companheiras (discutidas adiante) e as células parenquimáticas (que armazenam e liberam moléculas nutritivas). Em alguns casos, o floema também inclui fibras e esclereides (para proteção e sustentação do floema) e laticíferos (células que contêm látex). No entanto, apenas os elementos crivados estão envolvidos diretamente na translocação. As nervuras de menor porte das folhas e os feixes vasculares primários dos caules são, com frequência, circundados por uma bainha do feixe vascular (ver Figura 11.1), que consiste em uma ou mais camadas de células compactamente arranjadas. (Lembre-se das células da bainha do feixe envolvidas no metabolismo C, e apresentadas no Capítulo 8.) No sistema vascular das folhas, a bainha do feixe circunda as nervuras menores em toda sua extensão até suas extremidades, isolando as nervuras dos espaços intercelulares da folha. A discussão sobre as rotas de translocação é iniciada com evidências experimentais que demonstram que os elementos crivados são as células condutoras do floema. Após, a estrutura e a fisiologia dessas células vegetais singulares são examinadas. O açúcar é translocado nos elementos crivados Experimentos iniciais sobre o transporte no floema datam do século XIX, indicando a importância do transporte de longa distância nas plantas (ver Tópico 11.1 na internet). Esses experimentos clássicos demonstraram que a retirada de um anel da casca ao redor do

tronco de uma árvore, removendo o floema, interrompe efetivamente o transporte de açúcar das folhas para as raízes, sem alterar o transporte de água pelo xilema. Quando o uso de compostos radiativos tornou-se possível em pesquisas, o “CO, marcado foi utilizado para demonstrar que os açúcares produzidos pelo processo fotossintético são translocados pelos elementos crivados (ver Tópico 11.1 na internet). Floema primário primário 0,1 mm Figura 11.1 Corte transversal de um feixe vascular de trevo (Trifolium). O floema primário aparece em direção à superfície externa do caule. O floema e o xilema primários são circundados por uma bainha do feixe formada de células de esclerêngquima com paredes espessas, que isolam o sistema vascular do tecido fundamental. Fibras e vasos (xilema) estão corados em vermelho. Floema secundário Câmbio vascular Xilema 2 secundário Medula Figura 11.2 Corte transversal de um caule de 3 anos de um indivíduo de freixo (Fraxinus excelsior). (27x) Os números 1,2 e 3 indicam os anéis de crescimento no xilema secundário. O floema secundário velho (externo) foi comprimido pela expansão do xilema. Somente a camada mais recente (mais interna) do floema secundário é funcional.

(A) Placa crivada placa crivada Área crivada lateral Elementos de tubo crivado Retículo Proteína P Plastídio modificado Elemento de tubo crivado endoplasmático liso res Membrana plasmática Parede S primária =| espessada Poro da placa | crivada a 1 Placa crivada Célula companheira |) Na Plasmodesmos Capítulo 11 e Translocação no Floema 287 Figura 11.3 Desenhos esquemáticos de elementos crivados maduros (elementos de tubo crivado), unidos para formar um tubo crivado. (A) Visão externa, mostrando as placas crivadas e as áreas crivadas laterais. (B) Corte longitudinal, mostrando esquematicamente um tubo crivado, formado pela união de dois elementos de tubo crivado. Os poros nas placas crivadas entre os elementos de tubo crivado são canais abertos para transporte através do tubo. A membrana plasmática de um elemento de tubo crivado é contínua com a do tubo adjacente. Cada elemento de tubo crivado está associado a uma ou mais células companheiras, as E célula quais assumem algumas das funções meDE" companheira tabólicas essenciais que são reduzidas | : ou perdidas durante a diferenciação dos elementos de tubo crivado. Observe que ramificados a célula companheira apresenta muitas E organelas citoplasmáticas, enquanto o Vacúolo elemento de tubo crivado apresenta relativamente poucas organelas. Uma célula Cloroplasto companheira ordinária é representada aqui. Mitocôndria Os elementos crivados maduros são células vivas especializadas para translocação O conhecimento detalhado da ultraestrutura dos elementos crivados é crucial para qualquer discussão do mecanismo de translocação no floema. Os elementos crivados maduros são únicos entre as células vegetais vivas (Figuras 11.3 e 11.4). Eles carecem de muitas estruturas normalmente encontradas nas células vivas, mesmo em células não diferenciadas, a partir das quais os elementos crivados são formados. Por exemplo, os elementos crivados perdem seus núcleos e tonoplastos (membranas dos vacúolos) durante o desenvolvimento. Os microfilamentos, os microtúbulos, o complexo de Golgi e os ribossomos também inexistem nas células maduras. Além da membrana plasmática, as organelas mantidas incluem algumas mitocôndrias relativamente modificadas, plastídios e retículo endoplasmático liso. As paredes não são lignificadas, embora haja um espessamento secundário em alguns casos. Desse modo, a estrutura celular dos elementos crivados difere daquela dos

elementos traqueais do xilema, Figura 11.4 Imagem ao microscópio eletrônico de um corte transversal de células companheiras ordinárias e elementos de tubo crivado maduros. Os componentes celulares são distribuídos ao longo das paredes dos elementos de tubo crivado, onde oferecem menos resistência ao fluxo de massa. (De Warmbrodt, 1985.)

 (A) (B) Célula parenquimática Poros desobstruídos gada placa crivada Elemento crivado Parede entre os elementos crivados Elemento crivado Célula companheira os quais não apresentam membrana plasmática, possuem paredes secundárias lignificadas e são mortos na maturidade. Como será visto adiante, as células vivas são cruciais para o mecanismo de translocação no floema. Grandes poros nas paredes celulares caracterizam os elementos crivados Os elementos crivados (células crivadas e elementos de tubo crivado) apresentam áreas crivadas características em suas paredes, nas quais poros interconectam as células condutoras (Figura 11.5). Os poros da área crivada variam em diâmetro de menos de 1 um até aproximadamente 15 pm. Ao contrário das áreas crivadas de gimnospermas, as áreas crivadas de angiospermas podem se diferenciar em placas crivadas (ver Figura 11.5 e Tabela 11.1). As placas crivadas apresentam poros maiores do que outras áreas crivadas na célula e em geral são encontradas nas paredes terminais dos elementos de tubo crivado, onde as células individuais são unidas para formar séries longitudinais denominadas tubos crivados (ver Figura 11.3). A distribuição dos conteúdos dos tubos crivados, especialmente dentro dos poros da placa crivada, tem sido debatida por muitos anos e é uma questão crítica quando se considera o mecanismo de transporte do floema. As primeiras micrografias mostravam poros bloqueados ou obstruídos, o que se acreditava ser consequência de danos causados durante a preparação dos tecidos para a observação. (Ver, na próxima página, “Elementos de tubo crivado (o) (D) LS) 5 um Placa crivada aberta | 5 um Tampão de calose Figura 11.5 Elementos crivados e poros da placa crivada. Nas imagens A, Be C, os poros estão abertos — isto é, não obstruídos pela proteína P ou calose. Os poros abertos proporcionam uma rota de baixa resistência para o transporte entre os elementos crivados. (A) Imagem ao microscópio eletrônico de um corte longitudinal de dois elementos crivados maduros (elementos de tubo crivado), mostrando a parede entre os elementos crivados (denominada placa crivada) no hipocótilo de abóbora (Cucurbita maxima). (B) O detalhe mostra os poros de uma placa crivada em vista frontal. (C e D) Reconstruções tridimensionais de placas crivadas de Arabidopsis, utilizando uma técnica de coloração que permite visualizar órgãos vegetais inteiros por microscopia a /aser confocal. Poros abertos da

placa são visíveis em (C), enquanto um tampão de calose, tal qual como é formada em resposta ao dano no tubo, é visualizada em (D). (Ae B de Evert, 1982; Ce D de Truernit et al., 2008.) danificados são vedados".) Mais tarde, técnicas menos invasivas demonstraram que os poros da placa crivada de elementos de tubos crivados são canais abertos que permitem o transporte sem restrições entre as células (ver Figura 11.5A-C). Mais adiante, neste capítulo, uma seção ("Os poros da placa crivada parecem ser canais abertos") TABELA 11.1 Características dos dois tipos de elementos crivados em espermatófitas Elementos de tubo crivado encontrados em angiospermas 1. Algumas áreas crivadas são diferenciadas em placas crivadas; elementos de tubo crivado individuais são unidos em um tubo crivado. 2. Os poros da placa crivada são canais abertos. 3. A proteína P está presente em todas as eudicotiledôneas e em muitas monocotiledôneas. 4. As células companheiras são fontes de ATP e talvez de outros compostos. Em algumas espécies, elas atuam como células de transferência ou intermediárias. Células crivadas encontradas em gimnospermas 1. Não há placas crivadas; todas as áreas crivadas são similares. 2. Os poros nas áreas crivadas parecem bloqueados com membranas. 3. Não há proteína P. 4. As células albuminosas algumas vezes atuam como células companheiras.

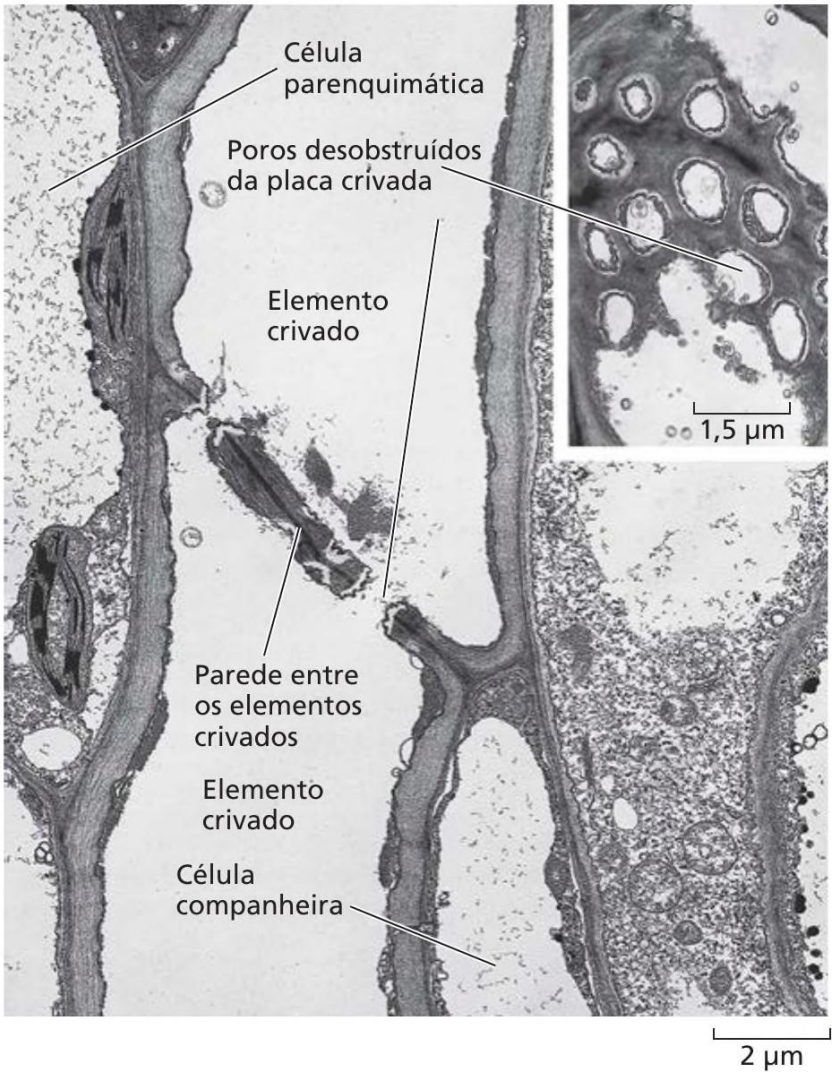
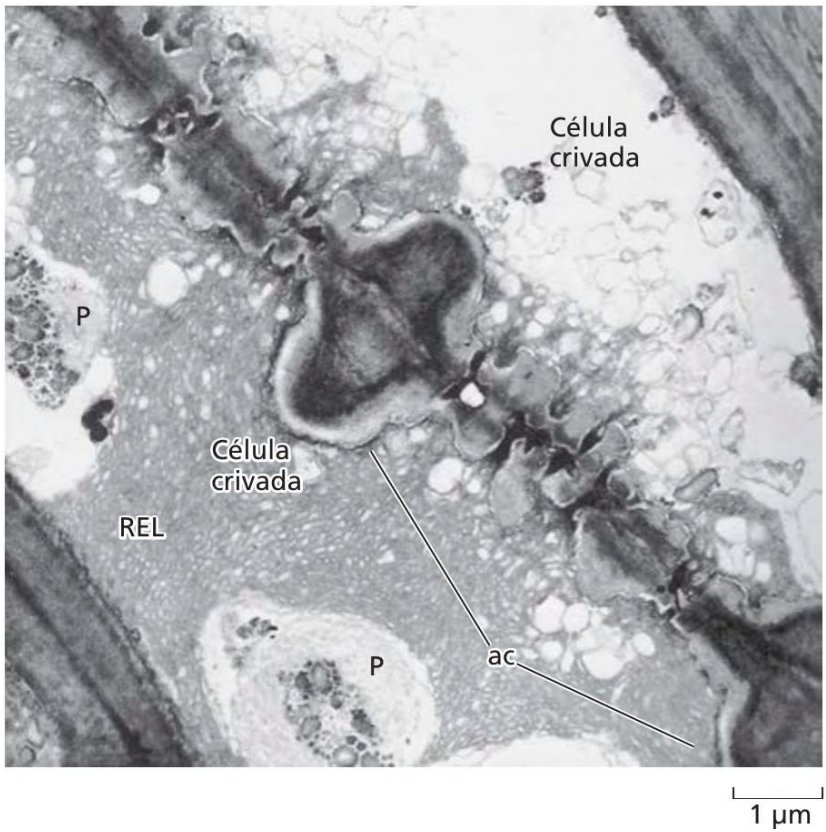

Célula parenquimática
Poros desobstruídos da placa crivada
Elemento crivado
1,5 µm
Parede entre os elementos crivados
Elemento crivado
Célula companheira
2 µm

Figura 11.6 Imagens ao microscópio eletrônico, ilustrando uma área crivada (ac) ligando duas células crivadas em conífera (Pinus resinosa). O retículo endoplasmático liso (REL) recobre a área crivada em ambos os lados e é também encontrado nos poros e na cavidade mediana estendida. Esses poros obstruídos resultam na alta resistência ao fluxo de massa entre as células crivadas. P, plastídio. (De Schulz, 1990.) considerará a distribuição de conteúdos de elementos crivados dentro das células e nos poros da placa crivada. Ao contrário dos poros em elementos de tubos crivados de angiospermas, áreas crivadas em gimnospermas não parecem ser canais abertos. Todas as áreas crivadas nas gimnospermas, como coníferas, são estruturalmente similares, embora possam ser mais numerosas nas paredes terminais sobrepostas das células crivadas. Os poros das áreas crivadas das gimnospermas reúnem-se em grandes cavidades medianas no meio da parede celular. O retículo endoplasmático liso (REL) recobre as áreas crivadas (Figura 11.6) e é contínuo através dos poros crivados e da cavidade mediana, conforme indicado pela coloração específica do retículo endoplasmático (RE). A observação do material vivo, com microscopia a laser confocal, confirma que a distribuição observada do REL não é um artefato da fixação. A Tabela 11.1 lista as características dos elementos de tubo crivado e das células crivadas. Elementos de tubo crivado danificados são vedados A seiva do elemento de tubo crivado é rica em açúcares e outras moléculas orgânicas. (Seiva é um termo genérico utilizado para fazer referência ao conteúdo fluido das células vegetais.) Essas moléculas representam um investimento energético para a planta, e sua perda deve ser impedida quando os elementos de tubo crivado são danificados. Os mecanismos de vedação de curto prazo envolvem proteínas da seiva, enquanto o principal mecanismo de longo prazo para evitar a perda de seiva envolve o fechamento dos poros da placa crivada com calose, um polímero de glicose. As principais proteínas do floema envolvidas na vedação dos elementos crivados danificados são proteínas estruturais chamadas proteínas P (ver Figura 11.3B). (Na literatura científica clássica, a proteína P foi denominada mucilagem.) Os elementos de tubo crivado da maioria das angiospermas, incluindo todas as eudicotiledôneas e muitas monocotiledôneas, são ricos em proteína P. No entanto, essa proteína está ausente em gimnospermas. Ela ocorre em várias

formas diferentes (tubular, fibrilar, granular e cristalina), dependendo da espécie e do estágio de maturação da célula. Em células imaturas, a proteína P é mais evidente como corpos distintos no citosol, conhecidos como corpos de proteína P. Esses corpos podem ser esferoidais, fusiformes ou torcidos e em espiral. Eles geralmente assumem as formas tubular ou fibrilar durante a maturação da célula. A proteína P parece agir na vedação de elementos crivados danificados mediante obstrução dos poros das placas crivadas. Os tubos crivados estão sob uma pressão de 289 Capítulo 11 e Translocação no Floema Célula ivada O turgor interna muito alta, e os elementos crivados em um tubo crivado estão conectados pelos poros abertos das placas crivadas. Quando um tubo crivado é cortado ou perfurado, a diminuição da pressão provoca o deslocamento do conteúdo dos elementos crivados em direção à extremidade cortada, podendo levar a planta a perder muita seiva do floema, rica em açúcar, se não houvesse um mecanismo de vedação. Entretanto, quando esse deslocamento ocorre, a proteína P e outras inclusões celulares ficam presas nos poros da placa crivada, auxiliando na vedação do elemento crivado e na prevenção da perda adicional de seiva. O apoio científico para a função de vedação da proteína P foi encontrado em tabaco e Arabidopsis, nos quais mutantes carentes de proteína P perdem significativamente mais açúcar transportado por exsudação da seiva após um ferimento do que as plantas selvagens. (Para mais informações sobre exsudação, ver adiante “A seiva do floema pode ser coletada e analisada”). Não foram observadas diferenças fenotípicas visíveis entre as plantas mutantes e de tipo selvagem. Os cristais de proteínas liberados pela ruptura de plastídios podem exercer função semelhante de vedação em algumas monocotiledôneas, como a proteína P em eudicotiledôneas. Por outro lado, as organelas (mitocôndrias, plastídios e RE) dos elementos crivados parecem estar presas umas às outras e à membrana do elemento crivado por “grampos” de proteínas muito pequenas. As organelas que estão ancoradas dependem da espécie. Outro mecanismo para bloquear os tubos crivados danificados ocorre em plantas na família das leguminosas (Fabaceae). Essas plantas contêm grandes corpos de proteína P cristaloides que não se dispersam durante o desenvolvimento. Contudo, após um dano ou choque osmótico, a proteína P rapidamente difunde-se e bloqueia o tubo crivado. O processo é reversível e controlado por íons cálcio.

Essas proteínas P conhecidas como forissomos, ocorrem em certas leguminosas e são codificadas por membros da família de genes de oclusão de tubo crivado (SEO, sieve element occlusion).



homólogos dessa família gênica codificam proteínas P convencionais em outras espécies, sendo denominados genes SEOR (genes relacionados à oclusão de tubo crivado, de sieve element occlusion related). Assim, o termo proteína P inclui moléculas semelhantes que estão envolvidas no bloqueio de tubos crivados danificados em todas as angiospermas eudicotiledôneas, bem como proteínas P especiais, como os forissomos PP1 e PP2, encontrados em Cucurbita maxima (ver Tópico 11.2 na internet). Uma solução de longo prazo para o dano no tubo crivado é a produção de calose, um polímero de glicose, nos poros da placa crivada (Figura 11.5D). A calose, um B-1,3-glucano, é sintetizada por uma enzima na membrana plasmática (calose sintase) e depositada entre a membrana e a parede celular. A calose é sintetizada em um elemento crivado funcional em resposta à lesão e a outros estresses, como estímulo mecânico e altas temperaturas, ou em preparação para os eventos normais do desenvolvimento, como a dormência. O depósito de calose de lesão nos poros da placa crivada isola de maneira eficiente os elementos crivados danificados do tecido intacto adjacente, sendo que a oclusão completa ocorre cerca de 20 minutos após o ferimento. Em todos os casos, à medida que os elementos crivados se recuperam das lesões ou quebram a dormência, a calose desaparece desses poros; sua dissolução é mediada por uma enzima que hidrolisa a calose. Enquanto mutantes de Arabidopsis e tabaco sem proteína P não exibem alterações fenotípicas visíveis, mutantes de Arabidopsis sem uma das enzimas caloses sintase mostram redução do crescimento da inflorescência, aparentemente devido ao transporte reduzido de assimilados até ela. A deposição da calose é induzida, e os genes para calose sintase são positivamente regulados em plantas de arroz (Oryza sativa) atacadas por insetos sugadores de floema (gafanhoto castanho, Nilaparvata lugens); isso ocorre tanto em plantas resistentes quanto em plantas suscetíveis ao inseto. No entanto, nas plantas suscetíveis, a alimentação dos insetos também ativa a enzima de hidrólise da calose. Isso desobstrui os poros, permitindo a alimentação contínua, e resulta na diminuição dos níveis de sacarose e amido na bainha da folha atacada. Dessa forma, a vedação de elementos crivados que tenham sido penetrados pelas peças bucais de insetos pode ter papel importante na resistência a herbívoros. As células companheiras dão

suporte aos elementos crivados altamente especializados Cada elemento de tubo crivado está associado a uma ou mais células companheiras (ver Figuras 11.3B, 11.4e 11.5). A divisão de uma única célula-mãe forma o elemento de tubo crivado e a célula companheira. Numerosos plasmodesmos (ver Capítulo 1) atravessam as paredes entre os elementos de tubo crivado e suas células companheiras; os plasmodesmos frequentemente são complexos e ramificados no lado da célula companheira. A abundância de plasmodesmos sugere uma relação funcional estrita entre o elemento crivado e sua célula companheira, uma associação que é demonstrada pela rápida troca de solutos, como corantes fluorescentes, entre as duas células. As células companheiras exercem um papel no transporte dos produtos fotossintéticos das células produtoras nas folhas maduras para os elementos crivados nas nervuras foliares menores. Elas também assumem algumas das funções metabólicas críticas, como a síntese proteica, que são reduzidas ou perdidas durante a diferenciação dos elementos crivados. Além disso, as numerosas mitocôndrias das células companheiras podem fornecer energia na forma de ATP aos elementos crivados. Há pelo menos três tipos diferentes de células companheiras nas nervuras menores das folhas maduras exportadoras: células companheiras “ordinárias”, células de transferência e células intermediárias. Esses três tipos de células apresentam citoplasma denso e mitocôndrias abundantes. As células companheiras ordinárias (Figura 11.7A) apresentam cloroplastos com tilacoides bem desenvolvidos e uma parede celular com superfície interna lisa. O número de plasmodesmos conectando essas células às células adjacentes é variável e, aparentemente, reflete a rota de movimento dos açúcares, à medida que estes se deslocam do mesofilo até as nervuras menores (discutido na seção Carregamento do floema). As células de transferência são semelhantes às células companheiras ordinárias, com exceção do desenvolvimento de invaginações da parede do tipo interdigitações, em particular nas paredes celulares da face oposta ao elemento crivado (Figura 11.7B). Essas invaginações da parede aumentam a área de superfície da membrana plasmática, tornando maior o potencial de transferência de soluto através da membrana. Relativamente poucos plasmodesmos conectam esse tipo de célula a qualquer uma das células adjacentes, exceto seu próprio elemento crivado. Como consequência, o simplasto do elemento crivado e sua

célula de transferência são relativamente, se não completamente, isolados do simplasto das células adjacentes. As células parenquimáticas do xilema também podem ser modificadas como células de transferência, servindo, provavelmente, para recuperar e redirecionar os solutos em movimento no xilema, o qual também faz parte do apoplasto. As células de transferência são mais frequentes nas intersecções na rota floemática, bem como no floema-fonte e nas rotas de descarregamento pós-elemento crivado. Embora os simplastos das células de transferência (e de algumas células companheiras ordinárias) estejam relativamente isolados das células adjacentes, há alguns plasmodesmos nas paredes dessas células. A função deles não é conhecida. O fato de estarem presentes indica que eles devem possuir uma função importante, visto que o custo de possuí-los é alto: eles são as vias pelas quais os vírus se tornam sistêmicos na planta. Entretanto, são difíceis de estudar por serem bastante inacessíveis. Ao contrário das células de transferência, as células intermediárias parecem ser apropriadas para a absorção de solutos por meio de conexões citoplasmáticas (Figura 11.70). As células intermediárias apresentam numerosos plasmodesmos que as conectam com as células da bainha do feixe vascular. Embora a presença de muitas conexões

Célula companheira Elementos Célula ordinária crivados intermediária Figura 11.7. Imagens ao microscópio eletrônico de células companheiras nas nervuras de menor porte das folhas maduras. (A) Três elementos crivados contíguos a duas células intermediárias e uma célula companheira ordinária menos densa, em uma nervura menor de Mimulus cardinalis. (6.585x) (B) Um elemento crivado adjacente à célula de transferência com numerosas invaginações da parede, em ervilha (Pisum sativum). (8.020x) Essas invaginações aumentam consideravelmente a área de superfície da membrana plasmática da célula de transferência, tornando maior o transporte de materiais do mesofilo para os elementos crivados. (C) Uma célula intermediária típica com numerosos campos de plasmodesmos (setas) fazendo conexão com as células da bainha do feixe vascular adjacente. Esses plasmodesmos são ramificados em ambos os lados, mas as ramificações são mais longas e mais estreitas no lado da célula intermediária. O floema das nervuras secundárias foi obtido da flor-máscara (Alonsoa warscewiczii). (4.700x) (A e C de Turgeon et al., 1993, cortesia de R. Turgeon; B, de Brentwood e Cronshaw, 1978.) por plasmodesmos às células adjacentes seja seu aspecto mais característico, as células intermediárias também se distinguem por possuírem numerosos vacúolos, bem como tilacoides pouco desenvolvidos e ausência de grãos de amido nos cloroplastos. Em geral, as células de transferência são encontradas nos vegetais que apresentam uma etapa apoplástica na transferência de açúcares das células do mesofilo aos elementos crivados. As células de transferência transportam açúcares do apoplasto para o simplasto dos elementos crivados e células companheiras na fonte. Por outro lado, as células intermediárias atuam no transporte simplástico de açúcares das células do mesofilo aos elementos de tubo crivado. Nas folhas-fonte, as células companheiras ordinárias podem atuar no transporte de longa distância, via simplasto ou apoplasto, dependendo, em parte, da quantidade de plasmodesmos (ver seção Carregamento do floema). Padrões de translocação: fonte-dreno No floema, a seiva não é transportada apenas na direção ascendente ou descendente, e a translocação no floema não é 291 Capítulo 11 e Translocação no Floema Invaginações da parede Célula de gs Elemento transferência . crivado * Célula parenquimática vascular Células da bainha do feixe Célula intermediária Elementos crivados

determinada pela gravidade. A seiva é, na maior parte das vezes, translocada das áreas de produção, denominadas fontes, para as áreas de metabolismo ou armazenamento, chamadas drenos. Como consequência de sua função no transporte de açúcares, os elementos de tubo crivado das fontes são frequentemente referidos como floema de coleta, os tubos crivados da rota de conexão, como floema de transporte, e os elementos crivados dos drenos, como floema de entrega. As fontes incluem órgãos exportadores, geralmente folhas maduras, que são capazes de produzir fotossintatos além de suas necessidades. O termo fotossintato refere-se aos produtos da fotossíntese. Outro tipo de fonte é um órgão de reserva que exporta durante determinada fase de seu desenvolvimento. Por exemplo, a raiz da beterraba selvagem bianual (Beta maritima) é um dreno durante a estação de crescimento do primeiro ano, quando acumula açúcares provenientes das folhas-fonte. Durante a segunda estação de crescimento, a mesma raiz torna-se uma fonte; os açúcares são remobilizados e utilizados para produzir uma nova parte aérea, que, por fim, torna-se reprodutiva. Os drenos incluem órgãos não fotossintéticos dos vegetais e órgãos que não produzem fotossintatos em

 Figura 11.8 Padrões de translocação fonte-dreno no loema. (A) Distribuição de radiatividade de uma única folha-fonte marcada radiativamente em uma planta intacta. A distribuição de radiatividade nas folhas da beterraba (Beta vulgaris) oi determinada uma semana após a aplicação de !“CO, por 4 horas a uma única folha-fonte (seta). O grau de marcação radiativa está indicado pela intensidade de sombreamento das olhas. As folhas estão numeradas de acordo com a idade; a mais jovem, recentemente desenvolvida, é designada 1. O “C oi translocado principalmente para as folhas-dreno diretamente acima da folha-fonte (ou seja, folhas-dreno no mesmo ortóstico das folhas-fonte; p. ex., as folhas 1 e 6 são folhas-dreno diretamente acima da folha-fonte 14). (B) Visão longitudinal de uma estrutura tridimensional no floema de um corte espesso (de um entrenó de dália [Dahlia pinnatal), após clareamento, coloração com azul de anilina e observação sob microscópio de epifluorescência. As placas crivadas são vistas como pequenos pontos numerosos, devido à coloração amarela da calose nas áreas crivadas. Dois grandes feixes vasculares são proeminentes. Essa coloração revela os delicados tubos crivados formando a rede do floema; duas anastomoses do floema (interconexões vasculares) estão indicadas com setas. (A, com base nos dados de Joy, 1964; B, cortesia de R. Aloni.) quantidade suficiente para suas próprias necessidades de crescimento ou de reserva. As raízes, os tubérculos, os frutos em desenvolvimento e as folhas imaturas, que devem importar carboidratos para seu desenvolvimento normal, são exemplos de tecidos-dreno. Os estudos de anelamento e de marcação radioativa dão suporte ao padrão de translocação fonte-dreno no floema (Figura 11.84). Embora o padrão geral de transporte no floema possa ser dito simplesmente como um movimento fonte-dreno, as rotas específicas envolvidas costumam ser mais complexas, dependendo da proximidade, do desenvolvimento, das conexões vasculares (Figura 11.8B) e da modificação das rotas de translocação. Nem todas as fontes suprem todos os drenos em uma planta; ao contrário, certas fontes suprem drenos específicos (ver Tópico 11.1 na internet). Materiais translocados no floema A água é a substância mais abundante no floema. Os solutos translocados, incluindo carboidratos, aminoácidos, hormônios, alguns íons inorgânicos, RNA e proteínas, além de alguns compostos

secundários envolvidos na defesa e na proteção, estão dissolvidos em água. Os carboidratos são os solutos mais importantes e mais concentrados na seiva do floema (Tabela 11.2), sendo a sacarose o açúcar mais comumente transportado nos elementos crivados. Há sempre alguma sacarose na seiva dos elementos crivados, podendo atingir concentrações de 0,3 a 0,9 M. Os açúcares, os íons potássio, bem como os aminoácidos e suas amidas, são as principais moléculas que contribuem para o potencial osmótico do floema. A identificação completa de solutos móveis no floema e que têm uma função significativa tem se mostrado difícil; nenhum método de amostragem da seiva do floema é completamente livre de artefatos ou fornece um quadro completo de solutos móveis. Essa discussão será iniciada com um breve exame dos métodos disponíveis de amostragem, seguindo com a descrição dos solutos que normalmente são aceitos como substâncias móveis no floema. A seiva do floema pode ser coletada e analisada A coleta da seiva do floema é um desafio experimental devido à alta pressão de turgor nos elementos crivados, e reações às lesões têm sido descritas (ver “Elementos de tubo crivado danificados são vedados” e Tópico 11.3 na internet). Devido aos processos que obstruem os poros da placa crivada, apenas algumas espécies exsudam seiva do floema dos ferimentos que danificam elementos crivados. Desafios e problemas consideráveis apresentam-se quando a seiva exsudada é coletada de cortes ou ferimentos: º As amostras iniciais podem ser contaminadas pelo conteúdo das células adjacentes danificadas. e Além de obstruir os poros da placa crivada, a súbita liberação de pressão em elementos crivados pode perturbar organelas celulares e proteínas e até mesmo puxar substâncias das células vizinhas, especialmente as células companheiras. Espera-se que alguns mateTABELA 11.2 Composição da seiva do floema de mamona (Ricinus communis), coletada como exsudado de cortes no floema Componente Concentração (mg mL?) Açúcares 80-106 Aminoácidos 5,2 Ácidos orgânicos PES) Proteína 1,45-2,2 Potássio 2,3-4,4 Cloreto 0,355-0,675 Fosfato 0,35-0,55 Magnésio 0,109-0,122 Fonte: Hall e Baker, 1972.

riais, como a subunidade pequena da ribulose bifosfato carboxilase, estejam presentes apenas em tecidos que circundam o floema; a não detecção desses materiais na seiva coletada fornece evidências de que não houve contaminação por tecidos adjacentes. O exsudado é substancialmente diluído pelo influxo de água a partir do xilema e das células adjacentes, quando a pressão/tensão no tecido vascular é aliviada. A seiva de cucurbitáceas tem sido utilizada em muitos estudos de materiais translocados. Espécies dessa família como pepino (Cucumis sativa) e abóbora (C. maxima) apresentam floema complexo, incluindo elementos crivados tanto internos como externos (ver seção Rotas de translocação anteriormente), assim como elementos crivados externos aos feixes vasculares. Além das preocupações já mencionadas, a fonte de exsudado nessas espécies pode ser qualquer um dos tubos crivados presentes e pode diferir entre as espécies. A exsudação da seiva a partir de pecíolos ou hastes cortados, aumentada pela inclusão de EDTA no fluido coletado, também tem sido utilizada em vários estudos. Os agentes quelantes, como EDTA, ligam-se aos íons cálcio e inibem a síntese de calose (que requer íons cálcio), permitindo, assim, que a exsudação ocorra por períodos prolongados. No entanto, a exsudação em EDTA está sujeita a vários problemas técnicos adicionais, como o vazamento de solutos, incluindo hexoses, dos tecidos afetados, além de não ser um método confiável de obtenção de seiva de floema para análise. A abordagem preferencial é o uso do estilete de um afídeo como uma “seringa natural”. Os afídeos são pequenos insetos que se alimentam inserindo suas peças bucais, constituídas de quatro estiletes tubulares, em um único elemento crivado de uma folha ou caule. A seiva pode ser coletada dos estiletes cortados do corpo do inseto, normalmente com laser, após o afídeo ter sido anestesiado com CO». A alta pressão de turgor no elemento crivado força os conteúdos celulares pelo estilete até a extremidade cortada, onde podem ser coletados. No entanto, as quantidades de seiva coletadas são pequenas, e o método é tecnicamente difícil. Além disso, a exsudação em estiletes excisados pode continuar por horas, sugerindo que substâncias na saliva do afídeo impedem a ação do mecanismo normal de cicatrização dos elementos crivados e potencialmente alteram o conteúdo da seiva. Apesar disso, esse método resulta em seiva relativamente pura dos elementos crivados

e das células companheiras e fornece uma ideia razoavelmente precisa sobre a composição da seiva do floema (ver Tópico 11.3 na internet). Os açúcares são translocados na forma não redutora Os resultados de muitas análises da seiva coletada indicam que os carboidratos translocados são açúcares não redutores. Açúcares redutores, como as hexoses glicose e frutose, contêm um grupo aldeído ou cetona exposto (Figura 11.94). 293 Capítulo 11 e Translocação no Floema Em um açúcar não redutor, como a sacarose, o grupo cetona ou aldeído é reduzido a um álcool ou combinado com um grupo semelhante em outro açúcar (Figura 11.9B). A maioria dos pesquisadores acredita que os açúcares não redutores são os principais compostos translocados no floema, pois eles são menos reativos do que seus equivalentes redutores. Na verdade, açúcares redutores, como hexoses, são bastante reativos e podem representar uma ameaça, como as espécies reativas de oxigênio e nitrogênio. Os animais podem tolerar o transporte de glicose, pois ela está presente em concentrações relativamente baixas no sangue, mas hexoses não podem ser toleradas no floema, onde níveis muito elevados de açúcar são mantidos. Mecanicamente, as hexoses são sequestradas nos vacúolos de células vegetais e, por isso, não têm acesso direto ao floema. A sacarose é o açúcar mais comumente translocado; muitos dos outros carboidratos móveis contêm sacarose ligada a um número variado de moléculas de galactose. A rafinose consiste em sacarose e uma molécula de galactose, a estaquiose consiste em sacarose e duas moléculas de galactose, e a verbascose consiste em sacarose e três moléculas de galactose (ver Figura 11.9B). Os açúcares-alcoóis translocados incluem manitol e sorbitol. Outros solutos são translocados no floema O nitrogênio é encontrado no floema principalmente na forma de aminoácidos e amidas — em especial glutamato e aspartato — e suas respectivas amidas, glutamina e asparagina. Os níveis de aminoácidos e ácidos orgânicos observados variam muito, até na mesma espécie, mas eles em geral são baixos quando comparados aos carboidratos. (Ver Tópico 11.4 na internet para mais informações sobre o transporte do nitrogênio no floema.) Vários tipos de proteínas e RNAs estão presentes na seiva do floema, em concentrações relativamente baixas. Os RNAs encontrados no floema incluem mRNAs, RNAs de patógenos e pequenos RNAs reguladores. Quase todos os hormônios vegetais endógenos, incluindo auxinas, giberelinas, citocininas e ácido

abscísico, foram encontrados em elementos crivados. Acredita-se que o transporte de longa distância de hormônios, especialmente a auxina, ocorra, pelo menos em parte, nos elementos crivados. Os nucleotídeos fosfato também são encontrados na seiva do floema. Alguns solutos inorgânicos movem-se no floema, incluindo potássio, magnésio, fosfato e cloreto (ver Tabela 11.2). Por outro lado, nitrato, cálcio, enxofre e ferro são relativamente imóveis no floema. As proteínas encontradas no floema incluem as proteínas P estruturais, como a PP1 e a PP2 (envolvidas na obstrução dos elementos crivados danificados), assim como várias proteínas hidrossolúveis. As funções de muitas dessas proteínas estão relacionadas ao estresse e às reações de defesa (ver tabela no Tópico 11.12 na internet). As possíveis funções dos RNAs e das proteínas como moléculas de sinalização são discutidas posteriormente, no final deste capítulo.

294 Unidade Il + (A) Açúcares reduzidos, que normalmente não são translocados no floema (B) Compostos normalmente translocados no floema Bioquímica e Metabolismo Os grupos redutores são os grupos aldeídos (glicose e manose) e os grupos cetona (frutose). Aldeído Ald H—c=0 | In) = = (€= =(0)5| [nlo) (e 5] | Co = 0H [5460] s] | CH,OH D-glicose A sacarose é o dissacarídeo formado a partir de uma molécula de glicose e uma de frutose. A rafinose, a estaquiose e a eído H—C=0 | (0) = = (€ = = [5] | Ino) = = (= = [5] | FIi=€= Cl | BESC Ou | CH,OH D-manose Sacarose Cetona Era C=—o0 | HO Cit | In (€ 0) | In = =(€ 0) 5] | CH,OH D-frutose O manitol é um açúcar-álcool formado da redução de um grupo aldeído verbascose contêm sacarose ligada A d a uma, duas ou três moléculas de a manose. galactose, respectivamente. Rafinose 1" A no CH,OH Estaquiose A HO=CoH A N Verbascose A HO—C—H q N [al=(€ = Oil % % % o % | G DG 26 A Hifi Gm ss o o Code id CH,0H Galactose ' Galactose Galactose Glicose g pemaniiol "9, Açúcar não redutor Frutose Açúcar-álcool [0] ácido glutâmico, um H HH o di aminoácido, e a glutamina, | | | | | | sua amida, são compostos HO—C—C—C—C—c—oH HAN RS O a ei OH nitrogenados importantes PI ih 1 7 pi tp Ti no floema, além do aspartato o H H No (o) dl il MO e da asparagina. yN /N Ha Fa Ácido glutâmico Glutamina Aminoácido Amida Espécies com nódulos H fixadores de nitrogênio | também utilizam ureides HN-C>—N H 0O=C— NH H H como formas de [RESTA | | | transporte de (0) and HN ADE io NH, io to e nitrogênio. HN— ç = N o A o õ NH, o 9 Ácido alantoico Alantoína Citrulina Ureides Figura 11.9 Estrutura dos (A) compostos que normalmente não são translocados no floema e (B) daqueles normalmente translocados.

Taxa de movimento Nas primeiras publicações sobre as taxas de transporte no floema, as unidades de velocidade utilizadas eram centímetros por hora (cm h'», e as unidades de transferência de massa eram gramas por hora por centímetro quadrado (g h! cm?) de floema ou de elementos crivados. As unidades atualmente utilizadas (unidades ST) são metros (m) ou milímetros (mm) para comprimento, segundos (s) para tempo e quilogramas (kg) para massa. As velocidades relatadas nesses estudos foram convertidas para as unidades Sle estão indicadas entre parênteses a seguir. A taxa de movimento de materiais nos elementos crivados pode ser expressa de duas maneiras: como velocidade, a distância linear percorrida por unidade de tempo, ou como taxa de transferência de massa, a quantidade de material que passa por determinada secção transversal do floema ou dos elementos crivados por unidade de tempo. Tem sido dada preferência às taxas de transferência de massa com base na área de secção transversal dos elementos crivados, pois eles são as células condutoras do floema. Os valores das taxas de transferência de massa variam entre1e 15gh! cm? de elementos crivados (em unidades SI, 2,8-41,7 pgs” mm?) (ver Tópico 11.5 na internet). Tanto as velocidades quanto as taxas de transferência de massa podem ser medidas com marcadores radiativos (os métodos de medida de taxas de transferência de massa estão descritos no Tópico 11.5 na internet). No tipo mais simples de experimento para medição de velocidade, o CO, marcado com “C ou !C é aplicado por um breve período à folha-fonte (pulso de marcação), e a chegada da marca radiativa ao tecido-dreno ou a um ponto especial ao longo da rota é monitorada com um detector de radiação apropriado. Em geral, as velocidades medidas por várias técnicas convencionais atingem, em média, 1 m h! (0,28 mm sD, variando de 0,3 a 1,5 m h'! (em unidades SI, 0,08-0,42 mm s 3). Uma medida recente de velocidade, utilizando espectrometria de ressonância magnética e imagens de ressonância magnética, resultou na velocidade média de 0,25 mm g1 em mamonas, o que se assemelha à média obtida pelos métodos tradicionais. As velocidades de transporte no floema são bastante altas, muito além da taxa de difusão em grandes distâncias. Qualquer mecanismo proposto para translocação no floema deve levar em conta essas altas velocidades. Modelo de fluxo de pressão: um mecanismo passivo para a translocação no floema O mecanismo mais

amplamente aceito de translocação no floema de angiospermas é o modelo de fluxo de pressão. Esse modelo explica a translocação no floema como um fluxo de solução (fluxo de massa) governado por um gradiente de pressão gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno. Esta seção descreve o modelo de fluxo de pressão, as previsões decorrentes de fluxo de massa e os dados, tanto os que corroboram quanto os que desafiam o mode295 Capítulo 11 e Translocação no Floema lo. No final da seção, a possibilidade de aplicação do modelo em gimnospermas é brevemente discutida. Nas primeiras pesquisas sobre a translocação no floema, tanto os mecanismos ativos quanto os passivos foram considerados. Todas as teorias, ativas e passivas, supõem uma necessidade de energia, tanto nas fontes quanto nos drenos. Nas fontes, a energia é necessária para sintetizar os materiais para o transporte e, em alguns casos, mover o fotossintato para os elementos crivados por transporte ativo de membrana. O movimento de fotossintatos nos elementos crivados é chamado de carregamento do floema e é discutido em detalhes mais adiante neste capítulo. Nos drenos, a energia é essencial para alguns aspectos do movimento dos elementos crivados para as células-dreno, as quais armazenam ou metabolizam o açúcar. Esse movimento do fotossintato dos elementos crivados para as células-dreno é chamado de descarregamento do floema e também é discutido posteriormente. Os mecanismos passivos do transporte no floema supõem ainda que é necessária energia nos elementos de tubo crivado da rota entre as fontes e os drenos, simplesmente para manter estruturas como membrana plasmática e recuperar açúcares que vazaram do floema. O modelo de fluxo de pressão é um exemplo de mecanismo passivo. As teorias de mecanismos ativos, por outro lado, postulam um gasto adicional de energia pelos elementos de tubo crivado da rota, para acionar a translocação. Enquanto as teorias ativas foram em grande parte desconsideradas, o interesse em certos aspectos desses modelos pode ser renovado, com base em observações de pressões presentes em plantas grandes, como árvores. (Ver discussão “Os gradientes de pressão nos elementos crivados podem ser moderados”. Um gradiente de pressão gerado osmoticamente aciona a translocação no modelo de fluxo de pressão A difusão é um processo muito lento para ser responsável pelas velocidades de movimento de solutos observadas no floema. As velocidades de translocação são, em média, de 1m h'!; a taxa de difusão seria de 1 m em 32 anos! (Ver

Capítulo 3 para a discussão sobre as velocidades de difusão e as distâncias nas quais a difusão representa um mecanismo efetivo de transporte.) O modelo de fluxo de pressão, inicialmente proposto por Ernst Münch, em 1930, defende que um fluxo de solução nos elementos crivados é acionado por um gradiente de pressão gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno EA O carregamento do floema na fonte e o descarregamento no dreno estabelecem o gradiente de pressão. Como será visto mais adiante (ver seção O carregamento do floema pode ocorrer via apoplasto ou simplasto), existem três diferentes mecanismos de geração de altas concentrações de açúcares nos elementos crivados da fonte: o metabolismo fotossintético no mesofilo, a conversão de fotoassimilados para o transporte de açúcares em células intermediárias (aprisionamento de polímeros) e o transporte ativo de membrana. Lembre-se do Capítulo 3 (Equação 3.5), que Y

296 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo =P + isto é, P,= VP. Nos tecidos-fonte, o acúmulo de açúcares nos elementos crivados gera um potencial de soluto baixo (negativo) (E) e causa uma queda acentuada no potencial hídrico (7). Em resposta ao gradiente de potencial hídrico, a água entra nos elementos crivados e causa o aumento da pressão de turgor (7). Na extremidade receptora da rota de translocação, o descarregamento do floema leva a uma menor concentração de açúcar nos elementos crivados, gerando um potencial de soluto mais alto (mais positivo) dos elementos crivados dos tecidos-dreno. À medida que o potencial hídrico do floema aumenta acima daquele do xilema, a água tende a deixar o floema em resposta ao gradiente de potencial hídrico, provocando um decréscimo na pressão de turgor nos elementos crivados do dreno. A Figura 11.10 ilustra a hipótese do fluxo de pressão; a figura mostra especificamente o caso no qual o transporte ativo de membrana a partir do apoplasto gera uma concentração de açúcar alta nos elementos crivados da fonte. A seiva do floema move-se mais por fluxo de massa do que por osmose. Assim, nenhuma membrana é transposta durante o transporte de um tubo crivado para outro, e os solutos movem-se na mesma velocidade das moléculas de água. Dessa forma, o fluxo de massa pode ocorrer de um órgão-fonte com um potencial hídrico mais baixo para um órgão-dreno com potencial hídrico mais alto, ou Elemento de vaso (xilema) Elementos crivados (floema) O carregamento ativo do floema para os elementos crivados causa diminuição do potencial de soluto, a água entra e causa alta pressão de turgor. W = -0,8 MPa Yo = -0,7 MPa W = -0,1 MPa Fluxo de massa da água e de soluto gerado por pressão, da fonte para o dreno Corrente de transpiração H,0 O descarregamento do floema aumenta o potencial de soluto, a água sai e provoca uma pressão de turgor mais baixa. Y = -0,6 MPa o = -0,5 MPa W = -0,1 MPa vice-versa, dependendo dos tipos de órgão-fonte e dreno. De fato, a Figura 11.10 ilustra um exemplo no qual o fluxo ocorre contra o gradiente de potencial hídrico. Esse movimento da água não transgride as leis da termodinâmica, pois é um exemplo de fluxo de massa, o qual é acionado por um gradiente de pressão, ao contrário da osmose, que é acionada por um gradiente de potencial hídrico. De acordo com o modelo de fluxo de pressão, o movimento na rota de translocação é acionado pelo transporte de solutos e água para os elementos crivados da fonte e

para fora dos elementos crivados do dreno. A translocação passiva impulsionada por pressão e em longas distâncias nos tubos crivados depende, em última instância, dos mecanismos envolvidos no carregamento e no descarregamento do floema. Esses mecanismos são responsáveis pelo estabelecimento do gradiente de pressão. Algumas previsões do modelo de fluxo de pressão têm sido confirmadas, enquanto outras necessitam de experimentos adicionais Algumas previsões importantes surgem a partir do modelo de translocação no floema como fluxo de massa supradescrito: * O transporte bidirecional real (i.e. o transporte simultâneo em ambas as direções) não pode ocorrer H,0 E Célula companheira E Célula-fonte Açúcar na fonte, aqui ilustrado como sacarose (esferas vermelhas) é carregado ativamente no complexo elemento de tubo crivado-célula companheira. Sacarose Célula-dreno No dreno, os açúcares são descarregados. Sacarose Figura 11.10 Modelo de translocação por fluxo de pressão no floema. Estão indicados os valores possíveis de !P, Ye Y,no xilema e no floema. (De Nobel, 2005.)

em um único elemento crivado. Um fluxo de massa de solução impede esse movimento bidirecional, pois uma solução pode fluir apenas em uma direção em um tubo, em determinado tempo. Os solutos no floema podem mover-se bidirecionalmente, mas em diferentes elementos crivados ou em tempos diferentes. Além disso, a água e os solutos devem se mover na mesma velocidade em uma solução de fluxo. * Grandes gastos de energia não são necessários para impulsionar a translocação nos tecidos ao longo do trajeto. Portanto, tratamentos que restringem o suprimento de ATP no trajeto, como baixa temperatura, anoxia e inibidores metabólicos, não deveriam parar a translocação. Entretanto, é necessário haver energia para manter a estrutura dos elementos crivados, para recarregar qualquer açúcar perdido do apoplasto por vazamento e talvez para recarregar açúcares na extremidade do elemento crivado. * O lume do elemento crivado e os poros da placa crivada devem estar desobstruídos. Se a proteína P ou outros materiais obstruíssem os poros, a resistência ao fluxo da seiva do elemento crivado poderia ser demasiadamente grande. * A hipótese de fluxo de pressão demanda a presença de um gradiente de pressão positivo, com a pressão de turgor mais alta nos elementos crivados das fontes que nos elementos dos drenos. De acordo com a ideia tradicional do fluxo de massa, a diferença de pressão deve ser grande o suficiente para superar a resistência da rota e manter o fluxo nas velocidades observadas. Assim, os gradientes de pressão devem ser maiores nas rotas de transporte de longa distância, como em árvores, do que nas rotas de transporte de curta distância, como em plantas herbáceas. A evidência disponível a partir do teste dessas previsões é apresentada a seguir. Não há transporte bidirecional em um único elemento crivado, e solutos e água movem-se na mesma velocidade Os pesquisadores têm investigado o transporte bidirecional por meio da aplicação de dois traçadores radiativos diferentes em duas folhas-fonte, uma acima da outra. Cada folha recebe um dos traçadores, e um ponto entre as duas fontes é monitorado quanto à presença de ambos os traçadores. O transporte em duas direções tem sido detectado com frequência em elementos crivados de diferentes feixes vasculares nos caules. Ele também foi constatado nos elementos crivados adjacentes do mesmo feixe em pecíolos. O transporte bidirecional em elementos crivados adjacentes pode ocorrer no pecíolo de uma

folha que esteja em transição entre dreno e fonte e simultaneamente importe e exporte fotossintatos através de seu pecíolo. No entanto, o transporte bidirecional em um único elemento crivado nunca foi demonstrado. As velocidades medidas para o transporte no floema são notavelmente semelhantes, sendo medidas com a utili297 Capítulo 11 e Translocação no Floema zação de solutos marcados com carbono ou usando técnicas de ressonância magnética, que detectam o fluxo de água. Solutos e água movimentam-se na mesma velocidade. Ambas as observações — falta de transporte bidirecional em um único elemento crivado e velocidades semelhantes para solutos e água — apoiam a existência de fluxo de massa nos elementos crivados do floema. A necessidade de energia para o transporte no floema é pequena em plantas herbáceas Nas plantas herbáceas que sobrevivem a períodos de baixa temperatura, como a beterraba (Beta vulgaris), o rápido resfriamento de um segmento do pecíolo de uma folha-fonte a cerca de 1ºC não causa inibição contínua do transporte de massa para fora da folha (Figura 11.11). Mais propriamente, há um breve período de inibição (de minutos a poucas horas), após o qual o transporte retorna lentamente à velocidade controle. O resfriamento reduz em cerca de 90% a taxa de respiração, bem como a síntese e o consumo de ATP no pecíolo, ao mesmo tempo em que a translocação é recuperada e prossegue normalmente. Esses experimentos demonstram que a necessidade de energia para o transporte através do floema dessas plantas é pequena, coerente com a hipótese do fluxo de pressão. Muitos dos efeitos dos tratamentos de resfriamento têm, de fato, sido atribuídos aos mecanismos de perda e recuperação ao longo do trajeto, em vez de ao próprio mecanismo de transporte. Experimentos de resfriamento em plantas grandes, como árvores, em geral estendem-se por longos períodos (dias a algumas semanas). Muitas vezes, o resfriamento da haste nesses experimentos inibe o transporte no floema durante o período de tratamento. No entanto, os métodos utilizados para avaliar o transporte, como as taxas de cres60 ragec 1º€ 25º€ Taxa de translocação (ug C min-! dm2) iu | I I | I I |] 80 120 160 200 240 280 320 360 400 440 460 Tempo (min) Figura 11.11 A necessidade de energia para a translocação no trajeto é pequena em plantas herbáceas. A perda de energia metabólica resultante do resfriamento do pecíolo da folha-fonte reduz parcialmente a taxa de translocação na beterraba. Entretanto, a taxa de translocação é

recuperada com o tempo, apesar de a produção e a utilização do ATP serem fortemente inibidas por resfriamento. '“CO, marcado foi fornecido a uma folha-fonte, e um segmento de 2 cm de seu pecíolo foi resfriado a 1ºC. A translocação foi monitorada pela chegada do '“C à folha-dreno. (1 dm [decímetro] = 0,1 m). (De Geiger e Sovonick, 1975.)

 cimento radiais abaixo da zona de tratamento ou de efluxo de CO, do solo, não permitem que sejam observadas alterações transitórias e de curto prazo no transporte. Deve-se notar que os tratamentos extremos que inibem todo metabolismo energético inibem a translocação, mesmo em plantas herbáceas. Por exemplo, no feijoeiro, o tratamento do pecíolo de uma folha-fonte com um inibidor metabólico (cianeto) leva à inibição da translocação para fora da folha. No entanto, o exame do tecido tratado por microscopia eletrônica revelou a obstrução dos poros da placa crivada com detritos celulares. Obviamente, esses resultados não dão suporte à questão da necessidade de energia para a translocação ao longo da rota. Os poros da placa crivada parecem ser canais abertos Os estudos ultraestruturais dos elementos crivados são desafiadores devido à alta pressão interna dessas células. Quando o floema é cortado ou morto lentamente com fixadores químicos, a pressão de turgor nos elementos crivados é diminuída. Os conteúdos celulares, particularmente a proteína P movem-se em direção ao ponto de menor pressão e, no caso dos elementos de tubo crivado, acumulam-se nas placas crivadas. Por essa acumulação, provavelmente, muitas das imagens mais antigas ao microscópio eletrônico mostram placas obstruídas. Mais recentemente, técnicas de congelamento rápido e fixação fornecem imagens confiáveis de elementos crivados inalterados. O uso de microscopia de varredura confocal a laser, que permite a observação direta da translocação em elementos crivados vivos, aborda a questão se os poros da placa crivada e o lume do elemento crivado estão abertos em tecidos intactos com translocação. Quando plantas jovens de Arabidopsis são rapidamente congeladas em nitrogênio líquido e então fixadas, os poros das placas crivadas não aparecem obstruídos (Figura 11.124). Os poros das placas crivadas de elementos crivados vivos e funcionais de fava, na maioria das vezes, também foram observados abertos. A condição não obstruída de poros vista em muitas espécies, como cucurbitáceas, beterraba, feijoeiro (Phaseolus vulgaris) e Arabidopsis (ver Figuras 11.5 e 11.124), dá suporte ao modelo de fluxo de massa. E sobre a distribuição da proteína P no lume (A) do elemento de tubo crivado? Imagens de microscopia eletrônica de unidades de tubo crivado preFigura 11.12. Poros de placas crivadas e tubos crivados em Arabidopis. (A) Em tecidos

congelados e fixados, os poros das placas crivadas estão frequentemente desobstruídos e não contêm calose. (B) Tubos crivados de raízes vivas, observados por microscopia confocal, mostram o retículo endoplasmático (verde) circundado por uma fina malha filamentosa de SEOR1-proteína fluorescente amarela (YFP) (azul). (C) Massas ou aglomerados de SEOR1-YFP, às vezes, preenchem totalmente o lume do tubo crivado nas imagens de microscopia confocal; ver setas pontilhadas. Os tubos crivados em (B) e (C) estavam vivos e funcionais. (De Froelich et al., 2011.) paradas por congelamento rápido e fixação com frequência têm mostrado a proteína P ao longo da periferia dos tubos crivados ou uniformemente distribuída no lume da célula. Além disso, os poros da placa crivada, muitas vezes, contêm proteína P em posições semelhantes, revestindo o poro ou em uma rede frouxa. Quando uma proteína relacionada à oclusão do elemento crivado (SEOR1 em Arabidopsis) foi fusionada à proteína fluorescente amarela (YFP, yellow fluorescent protein) e observada em microscopia confocal, surgiu, no entanto, uma imagem um pouco diferente. Enquanto uma malha de filamentos proteicos frequentemente se estendia por todo o lume (Figura 11.12B), massas ou aglomerados de proteínas preenchiam grandes porções do lume do elemento crivado na placa crivada ou próximo a ela. A estrutura dessas massas era altamente variável, mas, muitas vezes, múltiplas massas grandes preenchiam todo o lume do elemento crivado (Figura 11.120). Essas estruturas foram observadas em elementos crivados vivos, intactos com translocação. Os pesquisadores concluíram que o fluxo de massa ainda é possível em Arabidopsis. Entretanto, o conhecimento da porosidade das massas proteicas, bem como o grau de interação da proteína com moléculas de água circundante, será necessário para avaliar completamente o impacto de SEORI em Arabidopsis. Os gradientes de pressão nos elementos crivados podem ser moderados; as pressões em plantas herbáceas e árvores parecem ser semelhantes O fluxo de pressão ou fluxo de massa é o movimento combinado de todas as moléculas de uma solução, acionado por um gradiente de pressão. Quais são os valores de pressão nos elementos crivados e como eles podem ser determinados? Será que existe um gradiente de pressão entre fontes e drenos, e, se assim for, o gradiente é modesto ou substancial? As plantas grandes, como árvores, têm pressões proporcionalmente mais elevadas no floema do que espécies pequenas, herbáceas? A pressão de turgor em elementos

crivados pode ser calculada a partir do potencial hídrico e do potencial osmótico Es = Y- W) ou medida diretamente. A técnica mais efetiva utiliza micromanômetros ou transdutores Poros das placas (B) crivadas desobstruídos E | 25 um

de pressão vedados nos estiletes de afídeos em exsudação (ver Tópico 11.3 na internet). Os dados obtidos são precisos, pois os afídeos perfuram um único elemento crivado, e a membrana plasmática aparentemente veda ao redor do estilete do inseto. As pressões medidas usando a técnica de estilete de afídeos variaram de 0,7 a 1,5 MPa, tanto em plantas herbáceas quanto em árvores pequenas. Estudos utilizando pressões de turgor calculadas detectaram gradientes suficientes para acionar o fluxo de massa em algumas plantas herbáceas, como a soja. No entanto, não há estudos sistematizados, em qualquer planta, sobre gradientes de turgor medidos usando estiletes de afídeos. Os dados são cruciais para qualquer avaliação da hipótese de fluxo de pressão. Técnicas que possam medir as diferenças de turgor ao longo do mesmo tubo crivado contínuo, tanto em plantas herbáceas quanto em plantas grandes, como árvores, devem ser desenvolvidas. O desenvolvimento de tais técnicas será um grande desafio técnico. No entanto, uma observação é bastante acertada, ou seja, as pressões de turgor em árvores não são proporcionalmente maiores do que aquelas em plantas herbáceas. Um estudo comparou as pressões de turgor calculadas (técnica usada frequentemente em árvores) e as pressões medidas usando estiletes de afídeos (técnica usada em plantas herbáceas) em pequenas mudas de salgueiro. As duas técnicas produziram valores comparáveis, com média de 0,6 MPa para as pressões calculadas e 0,8 MPa para as pressões medidas. As pressões calculadas foram tão elevadas como 2,0 MPa em indivíduos grandes de freixos. Esses valores não são substancialmente diferentes daqueles medidos nas plantas herbáceas, como já observado acima. (Plantas herbáceas e árvores muitas vezes diferem em suas estratégias de carregamento do floema, em uma maneira coerente com as pressões relativamente baixas em árvores; ver seção O carregamento do floema é passivo em diversas espécies arbóreas, adiante.) Modelos alternativos para translocação por fluxo de massa foram sugeridos Não se deveria concluir o assunto de mecanismos de transporte do floema sem considerar os modelos alternativos. Um deles é o modelo coletor de alta pressão, que é semelhante ao modelo de fluxo de pressão, mas com algumas diferenças fundamentais. No modelo coletor de alta pressão: * Altas pressões em elementos crivados são geradas principalmente na fonte, e a capacidade de carregamento do floema

muitas vezes excede a capacidade de descarregamento. * A principal resistência ao fluxo de massa não ocorre nos tubos crivados ou nas placas crivadas do trajeto, mas nos plasmodesmos entre o complexo elemento crivado-célula companheira e os tecidos-dreno, particularmente células do parênquima vascular. * O fluxo de massa, assim, estender-se-ia por toda a via a partir dos elementos crivados de fontes para os elementos crivados de drenos, através dos plasmodesmos que ligam os elementos crivados do dreno ao 299 Capítulo 11 e Translocação no Floema parênquima vascular. Uma vez que a maior resistência ocorre nos plasmodesmos, pequenos gradientes de pressão ocorreriam entre os elementos crivados de fonte e de dreno, mas as diferenças de pressão entre os elementos crivados de dreno e as células do parênquima do floema seriam grandes. * O sistema resultante poderia, de forma eficiente e rápida, transmitir informações sobre as alterações na pressão ou na concentração de seiva em longas distâncias (ver Tópico 11.6 na internet). Outro modelo, chamado de modelo de transmissão, propõe que o floema consiste em unidades funcionais unidas em série e que solutos são transportados ativamente de uma unidade para a seguinte, aumentando a pressão disponível para acionar o transporte em longas distâncias, como as que existem nas árvores. Enquanto ambos os modelos sejam responsáveis por algumas das observações mencionadas sobre pressões de turgor nos tubos crivados, o modelo de transmissão também requer gasto de energia ao longo do trajeto, pelo menos em árvores. Não se sabe se a necessidade de energia ao longo do trajeto é pequena em árvores, como parece ser em plantas herbáceas. Modelos matemáticos também podem fornecer ideias sobre o mecanismo de transporte do floema. A digestão enzimática sequencial dos conteúdos celulares permitiu medições mais precisas de parâmetros de tubos crivados, como o raio do poro e o número de poros por placa. A condutividade específica do elemento de tubo crivado (em pm?) calculada a partir dessas medições, mostra uma relação inversa com a velocidade da seiva do floema, medida por ressonância magnética. Esse seria um resultado inesperado se a condutividade regulasse o transporte nos tubos crivados. Nesse caso, um tubo de maior condutância teria uma resistência mais baixa, e seria esperado que uma dada pressão resultasse em uma velocidade de seiva mais elevada, e não menor. (Ver Tópico 11.6 na internet para informações adicionais sobre os modelos matemáticos

recentes para o transporte no floema.) O que se pode concluir dos experimentos e resultados descritos aqui? Algumas observações são compatíveis com a operação por fluxo de massa e especificamente o mecanismo de fluxo de pressão no floema de angiospermas: o movimento de solutos e água na mesma velocidade; a ausência de necessidade energética na rota de plantas herbáceas; a presença de poros não obstruídos nas placas crivadas, e a ausência de transporte bidirecional. O significado de outras observações para o fluxo de pressão é mais problemático; em particular, a presença de massas de proteínas que bloqueiam alguns elementos de tubos crivados e as pressões semelhantes nos elementos crivados de plantas herbáceas e árvores são, de fato, intrigantes. Mais dados são necessários — está claro que ainda não temos todas as explicações. A translocação em gimnospermas envolve um mecanismo diferente? Embora o modelo de fluxo de pressão explique a translocação em angiospermas, ele pode não ser adequado para

Muito pouca informação sobre a fisiologia do floema das gimnospermas está disponível (ver “O carregamento do floema é passivo em diversas espécies arbóreas”), e a especulação sobre a translocação nessas espécies está baseada, quase que completamente, na interpretação de micrografias ao microscópio eletrônico. Conforme já discutido, as células crivadas das gimnospermas são, em muitos aspectos, similares aos elementos de tubo crivado das angiospermas, mas as áreas crivadas das células crivadas são relativamente pouco especializadas e não parecem consistir em poros abertos (ver Figura 11.6). Nas gimnospermas, os poros são preenchidos por numerosas membranas contínuas com o REL adjacente às áreas crivadas. Tais poros são completamente inconsistentes com as exigências da hipótese de fluxo de pressão. Embora essas imagens ao microscópio eletrônico possam constituir um artefato e não consigam mostrar as condições do tecido intacto, a translocação em gimnospermas poderia envolver um mecanismo diferente — uma possibilidade que requer investigação adicional. Carregamento do floema Várias etapas de transporte estão envolvidas no movimento de fotossintatos dos cloroplastos do mesofilo até os elementos crivados das folhas maduras: 1. A triose fosfato formada pela fotossíntese durante o dia (ver Capítulo 8) é transportada do cloroplasto para o citosol, onde é convertida em sacarose. Durante a noite, o carbono do amido armazenado deixa o cloroplasto, primariamente na forma de maltose, sendo convertido em sacarose (outros açúcares de transporte são posteriormente sintetizados a partir da sacarose em algumas espécies, enquanto açúcares-alcoóis são sintetizados utilizando hexose fosfato e, em alguns casos, hexose como moléculas iniciais). 2. A sacarose move-se das células produtoras do mesofilo para as células adjacentes aos elementos crivados das nervuras menores da folha (Figura 11.13). Essa rota de transporte de curta distância normalmente cobre uma distância do diâmetro de algumas células. 3. Em um processo denominado carregamento do floema, os açúcares são transportados para os elementos crivados e as células companheiras. Observe que, com relação ao carregamento, os elementos crivados e as células companheiras muitas vezes são considerados como uma unidade funcional, denominada complexo elemento crivado-célula companheira. Uma vez dentro dos elementos crivados, a sacarose e

outros solutos são translocados para longe da fonte, um processo denominado exportação. A translocação por meio do sistema vascular para o dreno é referida como transporte de longa distância. Conforme discussão anterior, os processos de carregamento na fonte e talvez o descarregamento no dreno proporcionam a força motriz para o transporte de longa distância e, assim, têm considerável importância básica e agrícola. e E Célula do e od a parênquima A EN q > Parte do vascular E 4 | elemento 4 E) " traqueal p $ (xilema) [2 E. Célula do Elemento 4 parênquima cutépico do floema add BK t o | NE y SSé : Célula “a companheira | ordinária — + Célula da bainha ac do feixe Figura 11.13 Imagem ao microscópio eletrônico mostrando a relação entre os vários tipos de células de uma nervura de menor porte de uma folha-fonte de beterraba. (5.000x) As células fotossintéticas (células do mesofilo) circundam a camada de células compactamente organizadas da bainha do feixe vascular. Os fotossintatos do mesofilo devem se deslocar em uma distância equivalente a vários diâmetros celulares antes de serem carregados nos elementos crivados. O movimento do mesofilo para os elementos crivados é, assim, conhecido como transporte de curta distância. (De Evert e Mierzwa, 1985, cortesia de R. Evert.) O completo entendimento desses mecanismos deveria fornecer as bases da tecnologia utilizada para intensificar a produtividade de plantas cultivadas, pelo aumento do acúmulo de fotossintatos nos tecidos-dreno comestíveis, como os grãos dos cereais. O carregamento do floema pode ocorrer via apoplasto ou simplasto Foi visto que os solutos (principalmente os açúcares) nas folhas-fonte devem se mover das células fotossintetizantes no mesofilo para os elementos crivados. A rota inicial de curta distância provavelmente é simplástica (Figura 11.14). Entretanto, os açúcares poderiam se mover completamente através do simplasto (citoplasma), via plasmodesmos, para os elementos crivados (ver Figura 11.14A) ou poderiam passar para o apoplasto antes do carregamento do floema (ver Figura 11.14B). (Para uma descrição geral do simplasto e do apoplasto, ver Figura 4.4.) Uma das duas vias, apoplástica ou simplástica, é dominante em algumas espécies; muitas espécies, contudo, mostram evidências de serem capazes de utilizar mais do que um mecanismo de carregamento. Para simplificar, no início serão consideradas as vias separadamente, retornando-se em seguida ao assunto da diversidade de carregamento. Atualmente, vários mecanismos para o carregamento

do floema são reconhecidos: carregamento apoplástico, car

(A) Carregamento simplástico co, Célula do mesofilo Nervura menor Célula companheira Reg Es E Membrana = = Né áti Y plasmática NE q S a ne Elemento do feixe crivado (B) Carregamento apoplástico Célula do co, mesofilo Nervura menor Célula do parênquima floemático & S Membrana plasmática A = S “E A: =". Célula da Célula bainha : tens companheira Elemento ordinária crivado regamento simplástico com aprisionamento de polímeros e carregamento simplástico passivo. As pesquisas iniciais sobre o carregamento do floema tiveram foco na rota apoplástica, provavelmente porque é muito comum em plantas herbáceas e, portanto, em plantas cultivadas. (Na verdade, grande parte do nosso conhecimento de fisiologia vegetal é direcionada, provavelmente, pelo interesse principal nas culturas herbáceas. Como visto, a via apoplástica aparentemente é o mecanismo mais comum.) Nesta seção, é inicialmente discutido o carregamento apoplástico e, em seguida, são introduzidos os dois tipos de carregamento simplástico (aprisionamento de polímeros e carregamento simplástico passivo) na ordem em que sua importância foi reconhecida. 301 Capítulo 11 e Translocação no Floema Figura 11.14 Esquema das rotas de carregamento do floema nas folhas-fonte. (A) Na rota totalmente simplástica, os açúcares movem-se de uma célula para outra pelos plasmodesmos, durante todo o percurso desde as células do mesofilo até os elementos crivados. (B) Na rota parcialmente apoplástica, os açúcares movem-se inicialmente pelo simplasto, mas entram no apoplasto imediatamente antes do carregamento nas células companheiras e nos elementos crivados. Os açúcares carregados nas células companheiras parecem se mover para os elementos crivados através dos plasmodesmos. Dados abundantes dão suporte à ocorrência do carregamento apoplástico em algumas espécies No caso do carregamento apoplástico, os açúcares entram no apoplasto próximo ao complexo elemento crivado-célula companheira. Os açúcares são, então, ativamente transportados do apoplasto para os elementos crivados e as células companheiras por um transportador seletivo, acionado por energia, localizado nas membranas dessas células. O efluxo para o apoplasto é altamente localizado, ocorrendo provavelmente nas paredes das células do parênquima floemático. Os transportadores de sacarose que medeiam o efluxo dela, principalmente do parênquima floemático para o apoplasto próximo aos complexos elemento crivado-célula

companheira, foram recentemente identificados em Arabidopsis e arroz como uma subfamília de transportadores SWEET. O carregamento apoplástico do floema leva a três suposições: 1. Os açúcares transportados deveriam ser encontrados no apoplasto. 2. Em experimentos nos quais os açúcares são aplicados ao apoplasto, os açúcares exógenos fornecidos deveriam se acumular nos elementos crivados e nas células companheiras. 3. A inibição do efluxo do açúcar do parênquima do floema ou a absorção a partir do apoplasto deveria resultar na inibição da exportação pela folha. Muitos estudos dedicados a testar essas suposições têm fornecido evidências consistentes para o carregamento apoplástico em várias espécies (ver Tópico 11.7 na internet). A absorção de sacarose na rota apoplástica requer energia metabólica Em muitas das espécies estudadas, os açúcares estão mais concentrados nos elementos crivados e nas células companheiras do que no mesofilo. Essa diferença na concentração do soluto pode ser demonstrada por medições do potencial osmótico (E) de vários tipos celulares da folha (ver Capítulo 3). Em beterraba, o potencial osmótico do mesofilo é de cerca de —1,3 MPa, e o potencial osmótico dos elementos crivados e das células companheiras é de cerca de -3,0 MPa. Acredita-se que a maior parte dessa diferença seja o resultado do açúcar acumulado, especificamente sacarose, porque esse é o principal açúcar transportado nessa

 Figura 11.15 Esta autorradiografia mostra que o açúcar marcado se move, contra o gradiente de concentração, do apoplasto para os elementos crivados e as células companheiras de uma folha-fonte de beterraba. Uma solução de sacarose marcada com '“C foi aplicada por 30 minutos à superfície superior de uma folha de beterraba (Beta vulgaris) que havia sido previamente mantida em ausência de luz por 3 horas. A cutícula da folha foi removida para permitir a penetração da solução na folha. O açúcar marcado acumulou-se nas nervuras menores, nos elementos crivados e nas células companheiras da folha-fonte, como mostrado pelos acúmulos pretos, indicando que a sacarose é ativamente transportada contra seu gradiente de concentração. (Fondy, 1975, cortesia de D. Geiger.) espécie. Os estudos experimentais também têm demonstrado que tanto a sacarose fornecida externamente quanto a sacarose produzida a partir dos produtos fotossintéticos se acumulam nos elementos crivados e nas células companheiras das nervuras menores das folhas-fonte de beterraba (Figura 11.15) (ver também Tópico 11.7 na internet). O fato de a sacarose estar em concentração mais alta no complexo elemento crivado-célula companheira do que nas células adjacentes indica que esse açúcar é ativamente transportado contra seu gradiente de potencial químico. A dependência do acúmulo de sacarose pelo transporte ativo é apoiada pelo fato de que o tratamento do tecido-fonte com inibidores respiratórios leva ao decréscimo na concentração de ATP e inibe o carregamento do açúcar exógeno. Os vegetais que carregam açúcares pela rota apoplástica para o floema podem também carregar ativamente aminoácidos e açúcares-alcoóis (sorbitol e manitol). Por outro lado, outros metabólitos, como ácidos orgânicos e hormônios, podem entrar passivamente nos elementos crivados. (Ver Tópico 11.7 na internet para discussão desses temas.) Na rota apoplástica, o carregamento dos elementos crivados envolve um transportador de sacarose-H* do tipo simporte Um transportador de sacarose-H” do tipo simporte parece mediar o transporte de sacarose do apoplasto para o complexo elemento crivado-célula companheira. Lembre-se, do Capítulo 6, de que o simporte é um processo de transporte secundário que utiliza a energia gerada por uma bomba de prótons (ver Figura 6.104). A energia dissipada pelos prótons no movimento de retorno para a

célula é usada para absorver um substrato, nesse caso a sacarose (Figura 11.16). Vários transportadores de sacarose-H” do tipo simporte foram clonados e localizados no floema. SUT1 e SUC2 parecem ser os principais transportadores de sacarose no carregamento do floema para as células companheiras e para os elementos crivados. Os dados de vários estudos apoiam o mecanismo de um transportador de sacarose-H” do tipo simporte no carregamento do floema. (Ver Tópico 11.7 na internet para informações mais detalhadas sobre transportadores de sacarose no floema.) O carregamento do floema é simplástico em algumas espécies Muitos resultados apontam para o carregamento apoplástico do floema em algumas espécies que transportam apenas sacarose e com poucos plasmodesmos que chegam às nervuras menores do floema. Entretanto, muitas outras espécies apresentam numerosos plasmodesmos na interface entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes (ver Figura 11.7C), o que parece ser incompatível com o carregamento apoplástico. Nessas espécies, o funcionamento da via simplástica requer a presença de plasmodesmos abertos entre as diferentes células da rota. Complexo elemento crivado-célula companheira A (á N ANS [/ H + -ATPase Ht CADP + (8) Transportador de sacarose-H* do tipo simporte H + H + Ht Sacarose Sacarose Alta Baixa concentração concentração de H* de Ht Figura 11.16 Transporte de sacarose ATP-dependente no carregamento apoplástico do elemento crivado. No modelo do cotransporte do carregamento de sacarose para o simplasto do complexo elemento crivado-célula companheira, a ATPase da membrana plasmática bombeia prótons para fora da célula no apoplasto. Isso estabele uma concentração mais alta de prótons no apoplasto e um potencial de membrana de aproximadamente —120 mv. A energia nesse gradiente de prótons é, então, utilizada como força motriz para o transporte de sacarose para o simplasto do complexo elemento crivado-célula companheira via transportador de sacarose-H* do tipo simporte.

O modelo de aprisionamento de polímeros explica o carregamento simplástico em plantas com células companheiras do tipo intermediário Uma rota simplástica tornou-se evidente em espécies que, além da sacarose, transportam rafinose e estaquiose no floema. Essas espécies têm células intermediárias nas nervuras menores e numerosos plasmodesmos que chegam a essas nervuras. Alguns exemplos dessas espécies incluem coleus (Coleus blumei), abóbora e abobrinha (Cucurbita pepo) e melão (Cucumis melo). Lembre-se de que as células intermediárias são células companheiras especializadas; ver As células companheiras dão suporte aos elementos crivados altamente especializados, anteriormente. Duas questões principais surgem em relação ao carregamento simplástico: 1. Em muitas espécies, a composição da seiva do elemento crivado é diferente da composição de solutos dos tecidos adjacentes ao floema. Essa diferença indica que certos açúcares são especificamente selecionados para o transporte na folha-fonte. O envolvimento de transportadores do tipo simporte no carregamento apoplástico do floema fornece um mecanismo claro para seletividade, pois os transportadores são específicos para certas moléculas de açúcares. O carregamento simplástico, por outro lado, depende da difusão de açúcares do mesofilo para os elementos crivados via plasmodesmos. Como a difusão pelos plasmodesmos durante o carregamento simplástico pode ser seletiva para certos açúcares? Síntese de sacarose pelas enzimas sacarose fosfato sintase e sacarose fosfato fosfatase: UDP-glicose + frutose-6-fosfato — UDP + sacarose-6-fosfato Sacarose-6-fosfato + H > 0 — sacarose + P; Célula da bainha do feixe oe 00 oe 00 O Derivado de glicose Frutose-6-P Sacarose os 00 CER 303 Capítulo 11 e Translocação no Floema 2. Os dados de várias espécies com carregamento simplástico indicam que os elementos crivados e as células companheiras têm conteúdo osmótico mais elevado que o mesofilo (potencial osmótico mais negativo). Como o carregamento simplástico, dependente da difusão, poderia ser responsável pela seletividade das moléculas transportadas e pelo acúmulo de açúcares contra um gradiente de concentração? O modelo de aprisionamento de polímeros (Figura 11.17) foi desenvolvido para esclarecer essas questões em espécies como coleus e cucurbitáceas. O modelo postula que a sacarose sintetizada no mesofilo se difunde das células da bainha do feixe para as células intermediárias, pelos

abundantes plasmodesmos que conectam esses dois tipos celulares. Nas células intermediárias, a rafinose e a estaquiose (polímeros formados por três e quatro hexoses, respectivamente; ver Figura 11.9B) são sintetizadas a partir da sacarose transportada e do galactinol (um metabólito da galactose). Em decorrência da anatomia do tecido e do tamanho relativamente grande da rafinose e da estaquiose, os polímeros não podem se difundir de volta para as células da bainha do feixe, mas difundem-se para os elementos crivados. As concentrações de açúcar nos elementos de tubo crivado dessas plantas podem atingir níveis equivalentes àqueles nas plantas que realizam carregamento apoplástico. A sacarose pode continuar a difundir-se para as células intermediárias, pois sua síntese no mesofilo e sua utilização nas células intermediárias mantêm o gradiente de concentração (ver Figura 11.17). Síntese de rafinose pela rafinose sintase: Sacarose + galactinol — mio-inositol + rafinose Elemento crivado Célula intermediária O. Galactinol “o +0%o Em to —e%o —A Sacarose o Rafinose + mio-inositol Plasmodesmo A sacarose, sintetizada no mesofilo, difunde-se das células da bainha do feixe para as células Figura 11.17 Modelo de aprisionamento de polímeros para o carregamento do floema. Para simplificar, o trissacarídeo estaquiose foi omitido. (De van Bel, 1992.) intermediárias através dos plasmodesmos abundantes. Nas células intermediárias, a rafinose é sintetizada a partir de sacarose e galactinol, mantendo, assim, o gradiente de difusão para a sacarose. Devido ao seu tamanho maior, esse açúcar não é capaz de se difundir de volta para o mesofilo. A rafinose é capaz de se difundir para os elementos crivados. Como resultado, a concentração do açúcar transportado aumenta nas células intermediárias e nos elementos crivados. Observe que a estaquiose foi omitida para simplificar o esquema.

 O modelo de aprisionamento de polímeros faz três predições: 1. A sacarose deveria estar mais concentrada no mesofilo do que nas células intermediárias. 2. As enzimas para a síntese de rafinose e estaquiose deveriam estar preferencialmente localizadas nas células intermediárias. 3. Os plasmodesmos que ligam as células da bainha do feixe e as células intermediárias deveriam excluir moléculas maiores do que a sacarose. Os plasmodesmos entre as células intermediárias e os elementos crivados devem ser mais largos para permitir a passagem da rafinose e da estaquiose. Vários estudos sustentam o modelo de aprisionamento de polímeros em algumas espécies. Entretanto, resultados recentes de modelagem sugerem que outros fatores ainda desconhecidos precisam estar presentes para permitir que os plasmodesmos bloqueiem o transporte de oligossacarídeos, como rafinose e estaquiose, de volta para o mesofilo, enquanto permitem o fluxo suficiente de sacarose nas células intermediárias para manter as taxas de transporte observadas. (Ver Tópico 11.7 na internet para mais detalhes.) O carregamento do floema é passivo em diversas espécies arbóreas O carregamento simplástico passivo do floema foi recentemente reconhecido como um mecanismo amplamente distribuído nos vegetais. Mesmo que os dados que dão suporte a esse mecanismo sejam recentes, o carregamento simplástico passivo foi, na realidade, uma parte da concepção original de Miinch sobre o fluxo de pressão. Tornou-se evidente que várias espécies arbóreas apresentam numerosos plasmodesmos entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes, mas não possuem células intermediárias e não transportam rafinose e estaquiose. Árvores como salgueiro (Salix babylonica) e macieira (Malus domestica) estão entre as espécies que se enquadram nessa categoria, assim como a gimnosperma Pinus sylvestris. Essas plantas não apresentam a etapa de concentração na rota a partir do mesofilo para o complexo elemento crivado-célula companheira. Como o gradiente de concentração do mesofilo ao floema aciona a difusão ao longo da rota de curta distância, os níveis absolutos de açúcares nas folhas-fonte dessas espécies devem ser altos, para manter a exigência de altas concentrações de soluto e as consequentes altas pressões de turgor nos elementos crivados. Embora haja grande variação (mais de 50 vezes) e uma

sobreposição considerável entre os grupos de plantas com diferentes mecanismos de carregamento, as concentrações de açúcar nas folhas-fonte em geral são mais elevadas nas espécies arbóreas que apresentam carregamento passivo. O tipo de carregamento do floema está correlacionado a muitas características significativas Conforme já discutido, o funcionamento das rotas apoplástica ou simplástica de carregamento do floema está correlacionado com características específicas, listadas na Tabela 11.3. TABELA 11.3 Padrões de carregamento apoplástico e simplástico Característica Açúcar de transporte Sacarose Carregamento apoplástico Aprisionamento simplástico de polímeros Carregamento simplástico passivo Rafinose e estaquiose, além Sacarose e açúcares-alcoóis da sacarose Células companheiras características Número e condutividade de plasmodesmos conectando o complexo EC-CC às células adjacentes Dependência de carregadores ativos no complexo EC-CC Concentração total de açúcares transportados em folhas-fonte Tipo de célula na qual a força motriz para o transporte de longa distância é gerada Hábito de crescimento Células companheiras ordinárias ou células de transferência Baixo Dependente de transportadores Baixa Complexo elemento crivadocélula companheira Principalmente herbáceo Fontes: Gamalei, 1985; van Bel et al., 1992; Rennie e Turgeon, 2009. Nota: As plantas que utilizam os três mecanismos de carregamento do floema podem, também, transportar açúcares-alcoóis. Além disso, algumas espécies podem fazer o carregamento, tanto pela via apoplástica quanto pela via simplástica, visto que tipos diferentes de células companheiras podem ser encontrados nas nervuras de uma mesma espécie. Complexo EC-CC, complexo elemento crivado-célula companheira. Células intermediárias Alto Independente de transportadores Baixa Células intermediárias Herbáceo e espécies lenhosas Células companheiras ordinárias Alto Independente de transportadores Alta Mesofilo Principalmente arbóreo

e As espécies que apresentam carregamento apoplástico do floema como estratégia principal translocam quase exclusivamente sacarose, possuem células companheiras ordinárias ou células de transferência nas nervuras menores. Essas espécies geralmente têm poucas conexões entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes. Os carregadores ativos no complexo elemento crivado-célula companheira concentram sacarose nas células e geram a força motriz para o transporte de longa distância. As espécies que utilizam carregamento simplástico do floema com aprisionamento de polímeros translocam oligossacarídeos, como rafinose, além da sacarose. Elas apresentam células companheiras do tipo intermediárias nas nervuras menores, com conexões abundantes entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes. O aprisionamento de polímeros concentra açúcares de transporte nas células do floema e gera a força motriz para o transporte de longa distância. As espécies que utilizam carregamento simplástico passivo do floema translocam sacarose e açúcares-alcoóis e apresentam células companheiras ordinárias nas nervuras menores. Essas espécies também possuem conexões abundantes entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes. As espécies com carregamento simplástico passivo são caracterizadas por altas concentrações totais de açúcares nas folhas-fonte, o que mantém um gradiente de concentração entre o mesofilo e o complexo elemento crivado-célula companheira. A concentração alta de açúcares proporciona pressões de turgor altas nos elementos crivados das folhas-fonte, gerando a força motriz para o transporte de longa distância. Muitas das espécies com carregamento simplástico passivo são arbóreas. O Tópico 11.7 na internet discute as relações entre as características de carregamento (tipo de célula companheira, açúcares de transporte e abundância de plasmodesmos) e os mecanismos de carregamento em várias espécies. Na discussão anterior, o carregamento apoplástico, o carregamento simplástico com o aprisionamento de polímeros e o carregamento passivo foram considerados separadamente. No entanto, evidências têm mostrado que muitas, se não todas as plantas, são capazes de utilizar mais de um mecanismo de carregamento, pelo menos em alguma extensão. Por exemplo, dados estruturais e fisiológicos indicam que algumas plantas que

apresentam aprisionamento de polímeros também são capazes de carregar o floema de forma apoplástica. Algumas dessas plantas, como o pé-de-urso (Acanthus mollis), possuem tanto células de transferência quanto células intermediárias em suas nervuras menores. Outra espécie com aprisionamento de polímeros, Alonsoa meridionalis, expressa um gene para estaquiose sintase em células intermediárias, o que é indicativo de aprisionamento de polímeros, mas não o expressa em células companheiras ordinárias; as mesmas plantas expressam um transportador de sacarose em células companheiras ordinárias, indicativo de carregamento apoplástico, mas não 305 Capítulo 11 e Translocação no Floema o fazem nas células intermediárias. Outras espécies, como Fraxinus, utilizam, possivelmente, todas as três estratégias de carregamento. No outro extremo do espectro estão as espécies que fazem o carregamento do floema quase inteiramente por um único mecanismo. Mesmo uma ligeira redução na atividade do transportador de sacarose-H" do tipo simporte (e, assim, na capacidade de carregamento a partir do apoplasto) resultou na inibição significativa do carregamento em tabaco (Nicotiana tabacum), um "carregador apoplástico", mas reduções ainda mais severas na atividade do transportador do tipo simporte têm pouco efeito sobre Verbascum phoeniceum, um "carregador simplástico". As frequências de plasmodesmos sugerem que a estratégia de carregamento passivo é ancestral nas angiospermas, enquanto o carregamento apoplástico e o aprisionamento de polímeros evoluíram mais tarde. No entanto, é possível que a capacidade de carregamento por múltiplos mecanismos possa ter estado presente mesmo nas primeiras angiospermas. Mecanismos múltiplos de carregamento podem permitir a rápida adaptação das plantas a estresses abióticos, como a baixas temperaturas. Os mecanismos de comutação também podem refletir estresses bióticos, como infecções virais. Com certeza, a evolução dos diferentes tipos de carregamento e as pressões ambientais relacionadas à sua evolução continuarão sendo importantes áreas de pesquisa, à medida que as rotas de carregamento são esclarecidas em um maior número de espécies. Descarregamento do floema e transição dreno-fonte Como os eventos que levam à exportação de açúcares já foram discutidos, o processo de importação pelos drenos, como as raízes em desenvolvimento, os tubérculos e as estruturas reprodutivas, será examinado. De muitas maneiras, os eventos nos tecidos-dreno são

simplesmente o inverso dos eventos que ocorrem nos tecidos-fonte. As etapas seguintes estão envolvidas na importação de açúcares pelas células-dreno. 1. Descarregamento do floema. Esse é o processo pelo qual os açúcares importados deixam os elementos crivados dos tecidos-dreno. 2. Transporte de curta distância. Após o descarregamento dos elementos crivados, os açúcares são transportados para as células no dreno por meio de uma rota de transporte de curta distância. Essa rota também é chamada de transporte pós-elemento crivado. 3. Armazenamento e metabolismo. Na etapa final, os açúcares são armazenados e metabolizados nas células-dreno. Nesta seção, são discutidas as seguintes questões: o descarregamento do floema e o transporte de curta distância são processos simplásticos ou apoplásticos? A sacarose é hidrolisada durante o processo? O descarregamento do floema e as etapas subsequentes requerem energia? Por último, é examinado o processo de transição pelo qual uma folha importadora jovem se torna uma folha-fonte exportadora.

Descarregamento simplástico do floema e transporte de curta distância Rota de descarregamento do floema Descarregamento simplástico do EC EC/CC Plasmodesmo Parede Célula-dreno celular (B) Descarregamento apoplástico do floema e transporte de curta distância O descarregamento do floema e o transporte de curta distância podem ocorrer via rotas simplástica ou apoplástica Nos órgãos-dreno, os açúcares movem-se dos elementos crivados para as células que armazenam ou metabolizam essas moléculas. Os drenos variam desde órgãos vegetativos em crescimento (ápices de raízes e folhas jovens) até órgãos de reserva (raízes e caules) e órgãos de reprodução e dispersão (frutos e sementes). Como os drenos variam bastante em estrutura e função, não há um esquema único para o descarregamento do floema e para o transporte de curta distância. Nesta seção, são enfatizadas as diferenças nas rotas de importação devido a variações nos tipos de dreno; no entanto, muitas vezes, a rota também depende do estágio de desenvolvimento do dreno. Como nas fontes, os açúcares podem se mover no dreno completamente no simplasto pelos plasmodesmos ou podem entrar no apoplasto em determinado ponto da rota. A Figura 11.18 ilustra as várias rotas possíveis nos drenos. Tanto a rota de descarregamento quanto o transporte de curta distância parecem ser completamente simplásticos em algumas das folhas jovens de eudicotiledôneas, como beterraba e tabaco (ver Figura 11.184). As regiões meristemáticas e de alongamento dos ápices das raízes primárias também parecem apresentar o descarregamento simplástico. Enquanto a importação pela rota simplástica predomina na maioria dos tecidos-dreno, parte do transporte de curta distância é apoplástica em alguns órgãos-dreno em algumas etapas do desenvolvimento — por exemplo, em frutos, sementes e outros órgãos de armazenamento que acumulam concentrações altas de açúcares (ver Figura 11.18B). A rota pode alternar entre simplástica e apoplástica nesses drenos, com uma etapa apoplástica sendo necessária quando as concentrações de açúcar no dreno são elevaFigura 11.18 Rotas de descarregamento do floema e transporte de curta distância. O complexo elemento crivado-célula companheira (EC/CC) é considerado uma unidade funcional isolada. A presença de plasmodesmos estabelece uma continuidade simplástica funcional. A ausência de plasmodesmos entre as células

indica a etapa de transporte apoplástico. (A) Descarregamento simplástico do floema e transporte de curta distância. Todas as etapas são simplásticas. (B) Descarregamento apoplástico do floema e transporte de curta distância. Tipo 1: Esta rota de curta distância é designada apoplástica, pois uma etapa, a de descarregamento do floema do complexo elemento crivado-célula companheira, ocorre no apoplasto. Uma vez que os açúcares estejam de volta ao simplasto das células contíguas, o transporte é simplástico. Tipo 2: Estas rotas também apresentam uma etapa apoplástica. No entanto, o descarregamento do floema a partir do complexo elemento crivado-célula companheira é simplástico. A etapa apoplástica ocorre mais adiante nas rotas. A figura superior (2A) ilustra uma etapa apoplástica próxima do complexo elemento crivado-célula companheira; a figura inferior (2B) mostra uma etapa apoplástica que é posteriormente removida. das. A etapa apoplástica poderia ocorrer no próprio local de descarregamento (tipo 1 na Figura 11.18B) ou em um ponto mais distante dos elementos crivados (tipo 2). Esse sistema (tipo 2), típico de sementes em desenvolvimento, parece ser o mais comum nas rotas de descarregamento apoplástico. Uma etapa apoplástica é necessária nas sementes em desenvolvimento, pois não há conexões citoplasmáticas entre os tecidos maternos e os tecidos do embrião. Os açúcares saem dos elementos crivados (descarregamento do floema) por meio da rota simplástica e são transferidos do simplasto para o apoplasto em determinado ponto, distante do complexo elemento crivado-célula companheira (tipo 2 na Figura 11.18B). A etapa apoplástica permite o controle da membrana sobre as substâncias que entram no embrião, pois duas membranas devem ser atravessadas nesse processo. Quando ocorre uma etapa apoplástica na rota de importação, o açúcar de transporte pode ser parcialmente metabolizado no apoplasto ou pode atravessar o apoplasto sem sofrer modificações (ver Tópico 11.8 na internet). Por exemplo, a sacarose pode ser hidrolisada à glicose e à frutose no apoplasto pela invertase, uma enzima de clivagem da sacarose, e a glicose e/ou frutose poderiam, então, entrar nas células-dreno. Tais enzimas de clivagem de sacarose têm função no controle que os tecidos-dreno exercem sobre o transporte no floema (ver Tópico 11.10 na internet). O transporte para os tecidos-dreno necessita de energia metabólica Estudos com inibidores demonstraram que a importação para os tecidos-dreno depende de energia. As folhas em

crescimento, as raízes e os drenos de reserva, nos quais o carbono é armazenado como amido ou proteína, parecem utilizar a rota simplástica de descarregamento do floema e o transporte de curta distância. Os açúcares de transporte são usados como substratos para a respiração e metaboli

(A) (B) (6) zados em polímeros de reserva e em compostos necessários para o crescimento. Assim, o metabolismo da sacarose leva à baixa concentração desse açúcar nas células-dreno, mantendo o gradiente de concentração para a absorção de açúcar. Nessa rota, os açúcares absorvidos pelas células-dreno não atravessam membranas, e o transporte é passivo: os açúcares movem-se de uma alta concentração nos elementos crivados para uma baixa concentração nas células-dreno. Portanto, nesses órgãos-dreno, a energia metabólica é necessária principalmente para respiração e reações de biossíntese. Na importação apoplástica, os açúcares devem atravessar, pelo menos, duas membranas: a membrana plasmática da célula que está liberando o açúcar e a membrana plasmática da célula-dreno. Quando os açúcares são transportados para o vacúolo da célula-dreno, eles devem também atravessar o tonoplasto. Conforme discutido anteriormente, o transporte através de membranas em uma rota apoplástica pode depender de energia. Apesar de algumas evidências indicarem que tanto o efluxo quanto a absorção de sacarose podem ser processos ativos (ver Tópico 11.8 na internet), os transportadores já foram completamente caracterizados. Uma vez demonstrado, em alguns estudos, que os transportadores podem ser bidirecionais, alguns dos mesmos transportadores de sacarose descritos anteriormente para o carregamento de sacarose poderiam também estar envolvidos no descarregamento desse carboidrato; a direção do transporte dependeria do gradiente da sacarose, do gradiente de pH e do potencial de membrana. Além disso, os transportadores do tipo simporte, importantes no carregamento do floema, foram encontrados em alguns tecidos-dreno, como o SUT1 em tubérculos de batata. O transportador do tipo simporte pode atuar na recuperação da sacarose do apoplasto, na importação para as células-dreno ou em ambos. Os transportadores de monossacarídeos devem estar envolvidos na importação para as células-dreno quando a sacarose é hidrolisada no apoplasto. Em uma folha, a transição de dreno para fonte é gradual As folhas de eudicotiledôneas, como do tomateiro ou do feijoeiro, iniciam seu desenvolvimento como órgãos-dreno. Uma transição entre o estado de dreno e de fonte ocor307 Capítulo 11 e Translocação no Floema (D) Figura 11.19 Autorradiografias de uma folha de abobrinha (Cucurbita pepo), ilustrando a transição da folha do estado de dreno para fonte. Em

cada caso, a folha importou o !“C da folha-fonte na planta por 2 horas. O carbono marcado é visualizado como o acúmulo preto. (A) A folha inteira como um dreno, importando açúcar da folha-fonte. (B-D) A base ainda é dreno. À medida que a extremidade da folha perde a capacidade de descarregar e deixa de importar açúcar (conforme mostrado pela perda dos acúmulos pretos), ela adquire a capacidade de carregar e exportar açúcar. (De Turgeon e Webb, 1973.) re mais tarde no desenvolvimento, quando a folha está cerca de 25% expandida, e, normalmente, completa-se quando a folha está de 40 a 50% expandida. A exportação a partir da folha inicia na extremidade ou no ápice da lâmina foliar e progride em direção à base, até que toda a folha se torne exportadora de açúcar. Durante o período de transição, a extremidade exporta açúcar, enquanto a base o importa de outras folhas-fonte (Figura 11.19). A maturação das folhas é acompanhada por um grande número de mudanças anatômicas e funcionais, resultando na reversão da direção do transporte, ou seja, passando de importação para exportação. Em geral, o encerramento da importação e o início da exportação são eventos independentes. Em folhas albinas de tabaco, que não apresentam clorofila e são, portanto, incapazes de realizar fotossíntese, a importação é interrompida no mesmo estágio de desenvolvimento das folhas verdes, embora a exportação não seja possível. Portanto, algumas outras mudanças devem ocorrer nas folhas de tabaco em desenvolvimento para que elas cessem a importação de açúcares. Em tabaco, os açúcares são carregados e descarregados quase que inteiramente por nervuras diferentes (Figura 11.20), contribuindo para a conclusão de que o encerramento da importação e o início da exportação são eventos separados. As nervuras de menor porte, em última análise, responsáveis pela maioria do carregamento no tabaco e em outras espécies de Nicotiana, não amadurecem até o momento de parada da importação e não participam do descarregamento. Desse modo, a alteração que interrompe a importação deve envolver o bloqueio do descarregamento das nervuras maiores em determinado ponto do desenvolvimento das folhas maduras. Os fatores que poderiam ser responsáveis por essa interrupção no descarregamento in

 (A) (B) (Cc) cluem o fechamento dos plasmodesmos e o decréscimo na frequência de plasmodesmos. Dados experimentais têm mostrado que podem ocorrer tanto o fechamento quanto a eliminação dos plasmodesmos. A exportação de açúcares inicia quando ocorrem eventos que interrompem a rota de importação e ativam o carregamento apoplástico e quando o carregamento acumula fotossintatos suficientes nos elementos crivados para acionar a translocação para fora da folha. As condições seguintes são necessárias para iniciar a exportação: e Afolha está sintetizando fotossintatos em quantidade suficiente, de modo que um pouco fica disponível para exportação. Os genes para a síntese de sacarose estão sendo expressos. * As nervuras de menor porte, responsáveis pelo carregamento, atingem a maturação. Um elemento regulador (enhancer) foi identificado no DNA de Arabidopsis e atua como parte de uma cascata de eventos que levam à maturação das nervuras de menor porte. O elemento regulador pode ativar um gene repórter fusionado a um promotor específico de célula companheira e o faz no padrão ápice-base como na transição do dreno para a fonte. * O transportador de sacarose-H* do tipo simporte é expresso e está localizado no plasmalema do compleFigura 11.21 A exportação a partir do tecido-fonte depende do local e da atividade dos transportadores ativos de sacarose. A figura mostra uma roseta de Arabidopsis transformada com uma construção consistindo em um gene repórter sob controle de um promotor AtSUC2. O SUC2, um transportador de sacarose-H* do tipo simporte, é um dos principais transportadores de sacarose que atuam no carregamento do floema. O sistema repórter GUS forma um produto azul visível onde o promotor está ativo. A coloração é visível somente no tecido vascular das folhas-fonte e nos ápices das folhas que estão em transição dreno-fonte. (De Schneidereit et al., 2008.) Figura 11.20 A divisão de tarefas em nervuras de folha de tabaco é mostrada em (A). Quando a folha está imatura e ainda na fase de dreno (B), o fotossintato é importado das folhas maduras e distribuído (setas) por toda a lâmina foliar pelas nervuras maiores (linhas espessas). As nervuras maiores estão numeradas, sendo a nervura central a de primeira ordem. O fotossintato importado é descarregado das mesmas nervuras principais no mesofilo. As nervuras menores estão mostradas nas áreas delimitadas por

nervuras de terceira ordem e não atuam na importação e no descarregamento, pois estão imaturas. Na folha-fonte (C), a importação é interrompida e a exportação inicia. Os fotossintatos são carregados nas nervuras menores (linhas espessas), enquanto as nervuras maiores atuam somente na exportação (setas). Elas não podem mais realizar o descarregamento. Embora (B) tenha sido desenhada em escala com a autorradiografia, (C) não está em proporções corretas, pois a lâmina cresce consideravelmente à medida que a folha avança na maturação. (De Turgeon, 2006.) xo elemento crivado-célula companheira. A regulação desses eventos está sendo investigada. Em Arabidopsis, o promotor do gene SUC?2, por exemplo, torna-se ativo nas células companheiras em um padrão que corresponde à transição do dreno para a fonte (Figura 11.21). Os sítios de ligação para fatores de transcrição foram identificados no promotor de SUCZ2, o qual coordena a expressão gênica específica para a fonte e para a célula companheira. Em folhas de beterraba e tabaco, a capacidade de acumular sacarose exógena no complexo elemento crivado-célula companheira é adquirida à medida que as folhas entram na transição dreno-fonte, sugerindo que o transportador do tipo simporte, necessário para o carregamento do floema, tornou-se funcional. Nas folhas em desenvolvimento de Arabidopsis, a expressão do transportador do tipo simporte, que parece ser o responsável pelo transporte de açúcares durante o carregamento, inicia no ápice Folha-fonte transição dreno-fonte

e prossegue em direção à base da folha durante a transição dreno-fonte. O mesmo padrão basípeto é visto no desenvolvimento da capacidade de exportação. Distribuição dos fotossintatos: alocação e partição A taxa fotossintética determina a quantidade total de carbono fixado disponível para a folha. Entretanto, a quantidade de carbono fixado disponível para translocação depende dos eventos metabólicos subsequentes. Neste capítulo, a regulação da distribuição do carbono fixado em várias rotas metabólicas é denominada alocação. Os feixes vasculares de uma planta formam um sistema de "tubos" que podem direcionar o fluxo dos fotossintatos para vários tecidos-dreno: folhas jovens, caules, raízes, frutos ou sementes. No entanto, o sistema vascular com frequência é altamente interconectado, formando uma rede aberta que permite a comunicação entre as folhas-fonte e os múltiplos drenos. Sob essas condições, o que determina o volume de fluxo para determinado dreno? Neste capítulo, a distribuição diferencial dos fotossintatos na planta é chamada de partição. (Os termos alocação e partição algumas vezes são usados alternadamente nas publicações recentes.) Após uma visão geral sobre alocação e partição, será examinada a coordenação da síntese do amido e da sacarose. Observe, nesta seção, que um número limitado de espécies tem sido estudado, principalmente aquelas que fazem o carregamento ativo de sacarose a partir do apoplasto. É provável que o mecanismo de carregamento do floema afete a regulação da alocação, de modo que estudos nessa área deverão ser estendidos a uma gama maior de espécies. Para concluir, será discutido como os drenos competem, como a demanda do dreno pode regular a taxa fotossintética na folha-fonte e como as fontes e os drenos se comunicam entre si. A alocação inclui reserva, utilização e transporte O carbono fixado em uma célula-fonte pode ser usado para armazenamento, metabolismo e transporte: * Síntese dos compostos de reserva. O amido é sintetizado e armazenado nos cloroplastos e, na maioria das espécies, é a principal forma de reserva mobilizada para translocação durante a noite. As plantas que armazenam carbono, principalmente em forma de amido, são chamadas de armazenadoras de amido. e Utilização metabólica. O carbono fixado pode ser utilizado em vários compartimentos da célula fotossintetizante para satisfazer as demandas energéticas da célula ou fornecer esqueletos de carbono para a síntese de outros

compostos necessários à célula. * Síntese dos compostos transportados. O carbono fixado pode ser incorporado em açúcares de transporte para exportação a diferentes tecidos-dreno. Uma parte do açúcar de transporte pode também ser estocada temporariamente no vacúolo. A alocação é também um processo-chave nos tecidos-dreno. Uma vez descarregados nas células-dreno, os açú309 Capítulo 11 e Translocação no Floema cares de transporte podem permanecer como tal ou podem ser transformados em vários outros compostos. Nos drenos de reserva, o carbono fixado pode ser acumulado como sacarose ou hexose nos vacúolos ou como amido nos amiloplastos. Nos drenos em crescimento, os açúcares podem ser utilizados para a respiração e para a síntese de outras moléculas necessárias ao crescimento. Partição dos açúcares de transporte entre vários drenos Os drenos competem pelos fotossintatos que estão sendo exportados pelas fontes. Essa competição determina a distribuição de açúcares de transporte entre os vários tecidos-dreno da planta (partição), pelo menos em curto prazo. A alocação de açúcar no dreno (armazenamento ou metabolismo) afeta sua capacidade de competir pelos açúcares disponíveis. Dessa maneira, há interação entre os processos de partição e de alocação. Evidentemente, os eventos nas fontes e nos drenos devem ser sincronizados. O processo de partição determina os padrões de crescimento, e o crescimento deve ser equilibrado entre a parte aérea (produtividade fotossintética) e a raiz (absorção de água e minerais), de tal modo que a planta pode responder aos desafios de um ambiente variável. O objetivo não é uma razão constante raiz-parte aérea, mas uma razão que assegure um suprimento de carbono e nutrientes minerais apropriado para as necessidades da planta. Assim, existe um nível adicional de controle na interação entre as áreas de suprimento e de demanda. A pressão de turgor nos elementos crivados poderia ser um meio importante de comunicação entre as fontes e os drenos, atuando na coordenação das taxas de carregamento e descarregamento. Os mensageiros químicos também são importantes na sinalização do estado de um órgão para o outro na planta. Esses mensageiros químicos incluem os hormônios vegetais e nutrientes, como o potássio e o fosfato, bem como os próprios açúcares transportados. Descobertas recentes sugerem que as macromoléculas (RNA e proteínas) também podem atuar na partição de fotossintatos, talvez influenciando o transporte através dos plasmodesmos. A conquista

de produtividades mais altas de plantas cultivadas é uma meta da pesquisa de alocação e partição dos fotossintatos. Enquanto os grãos e os frutos são exemplos de produção comestível, a produção total inclui partes não comestíveis da parte aérea. O índice de produção, a proporção de rendimento econômico (grão comestível) em relação à biomassa total da parte aérea, tem aumentado ao longo dos anos, em grande parte devido aos esforços de especialistas em melhoramento vegetal. Um dos objetivos da fisiologia vegetal moderna é aumentar ainda mais a produtividade com base em uma compreensão fundamental do metabolismo, do desenvolvimento e, no presente contexto, da partição. Contudo, os processos de alocação e de partição na planta devem ser coordenados integralmente, de tal modo que o aumento do transporte para os tecidos comestíveis não ocorra à custa de outros processos e estruturas essenciais. A produtividade de plantas cultivadas também pode

 ser aumentada se os fotossintatos normalmente “perdidos” pela planta forem mantidos. Por exemplo, as perdas decorrentes da respiração não essencial ou da exsudação pelas raízes poderiam ser reduzidas. Nesse último caso, deve-se tomar cuidado para não interromper processos essenciais externos à planta, como o crescimento de espécies microbianas benéficas na região adjacente à raiz, as quais obtêm nutrientes a partir dos exsudados da raiz. As folhas-fonte regulam a alocação Os aumentos na taxa de fotossíntese nas folhas-fonte geralmente resultam em aumento na taxa de translocação a partir da fonte. Os pontos de controle para alocação de fotossintatos (Figura 11.22) incluem a distribuição de trioses fosfato para os seguintes processos: * Regeneração de intermediários do ciclo fotossintético C, de redução do carbono (o ciclo de Calvin-Benson; ver Capítulo 8). º Síntese de amido. e Síntese de sacarose, bem como distribuição da sacarose entre os pools de transporte e de armazenamento temporário. Várias enzimas atuam nas rotas que processam os fotossintatos, e o controle dessas etapas é complexo. A pesquisa descrita a seguir foi centrada em espécies que carregam sacarose ativamente a partir do apoplasto, especificamente durante o dia. Estudos adicionais serão necessários para aumentar nosso conhecimento em plantas que utilizam outras estratégias de carregamento, bem como na regulação da alocação nessas espécies. Durante o dia, a taxa de síntese de amido nos cloroplastos deve ser coordenada com a síntese de sacarose no citosol. As trioses fosfato (gliceraldeído-3-fosfato e di-hidroxiacetona fosfato) produzidas no cloroplasto pelo ciclo de Calvin-Benson (ver Capítulo 8) podem ser usadas tanto na síntese de amido ou sacarose quanto na respiração. ESTROMA DO CLOROPLASTO CITOSOL Q) Membrana interna do cloroplasto Frutose-1,6-bifosfato Erutose-6: Intermediários do ciclo - fosfato de Calvin-Benson O O Triose Triose fosfato EO) UDPG 41 41 PA Co) Semad o Sacarose as á fosfato co, A — € ADPG (1) E) Sistema antiporte Sacarose É (translocador sadio de fosfato) U Transporte|| Reserva Reserva A síntese de sacarose no citoplasma desvia a triose fosfato da síntese e da reserva do amido. Por exemplo, tem sido demonstrado que, quando a demanda de sacarose por outras partes de uma planta de soja é alta, menos carbono é armazenado como amido pelas folhas-fonte. As enzimas-chave envolvidas na regulação da síntese de sacarose no citoplasma

e na síntese de amido no cloroplasto são a sacarose fosfato sintase e a frutose-1,6-bifosfatase no citoplasma e a ADP-glicose pirofosforilase no cloroplasto (ver Figura 11.22 e Capítulo 8). Entretanto, há um limite na quantidade de carbono que em geral pode ser desviada da síntese de amido em espécies que estocam o carbono, principalmente na forma desse polissacarídeo. Os estudos sobre alocação do amido e da sacarose sob diferentes condições sugerem que uma taxa relativamente estável de translocação durante um período de 24 horas é prioridade da maioria das plantas. Ver Tópico 11.9 na internet para discussão complementar sobre o equilíbrio entre a síntese de amido e de sacarose nas folhas-fonte. Os tecidos-dreno competem pelos fotossintatos translocados disponíveis Como discutido anteriormente, a translocação para os tecidos-dreno depende da posição do dreno em relação à fonte e das conexões vasculares entre a fonte e o dreno. Outro fator determinante do padrão de transporte é a competição entre os drenos, como entre os drenos terminais ou entre estes e os drenos axiais ao longo da rota de transporte. Folhas jovens, por exemplo, podem competir com raízes pelos fotossintatos na corrente da translocação. Essa competição tem sido demonstrada em numerosos experimentos em que a remoção de um tecido-dreno de uma planta geralmente resulta em aumento da translocação para drenos alternativos e, por conseguinte, competitivos. Inversamente, o tamanho aumentado do dreno, como, por exemplo, o carregamento aumentado para o fruto, diminui a translocação para outros drenos, especialmente as raízes. Em um tipo inverso de experimento, o suprimento das fontes pode ser alterado enquanto os tecidos-dreno permanecem intactos. Quando o suprimento de fotossintatos das fontes para drenos competidores é repentino e drasticamenFigura 11.22 Esquema simplificado para a síntese de amido e sacarose durante o dia. A triose fosfato, formada no ciclo de Calvin-Benson, pode ser utilizada na formação de amido no cloroplasto ou transportada para o citosol em troca de fosfato inorgânico (P), via translocador de fosfato na membrana interna do cloroplasto. A membrana externa do cloroplasto (omitida aqui para simplificar o esquema) é permeável a moléculas pequenas. No citosol, a triose fosfato pode ser convertida em sacarose para sua armazenagem no vacúolo ou para transporte, ou ainda para ser degradada via glicólise. As enzimas-chave que estão envolvidas são a amido sintetase (1), a frutose-1,6-bifosfatase (2) e a sacarose fosfato

sintase (3). A segunda e a terceira enzimas, em conjunto com a ADP-glicose pirofosforilase, a qual forma a glicose adenosina difosfato (ADPG, de adenosine diphosphate glucose), são enzimas reguladas na síntese de amido e sacarose (ver Capítulo 8). UDPG, glicose uridina difosfato, uridine diphosphate glucose. (De Preiss, 1982.)

te reduzido por sombreamento de todas as folhas, com exceção de uma, os tecidos-dreno tornam-se dependentes de uma única fonte. Na beterraba e no feijoeiro, as taxas de fotossíntese e de exportação a partir de uma única folha-fonte remanescente não sofrem alterações em curto prazo (cerca de 8 horas). Entretanto, as raízes recebem menos açúcar de uma única fonte, enquanto as folhas jovens recebem relativamente mais. Nesse sentido, o sombreamento diminui a partição para as raízes. Presumivelmente, as folhas jovens podem exaurir o conteúdo de açúcar dos elementos crivados de modo mais rápido e, assim, aumentar o gradiente de pressão e a taxa de translocação em sua própria direção. Os tratamentos que tornam o potencial hídrico do dreno mais negativo aumentam o gradiente de pressão e promovem o transporte para o dreno. O tratamento de extremidades de raízes de plântulas de ervilha (Pisum sativum) com soluções de manitol aumenta, em pouco tempo, a importação de sacarose em mais de 300%, possivelmente devido ao decréscimo de turgor nas células-dreno. Experimentos de longo prazo mostraram a mesma tendência. O estresse hídrico moderado nas raízes, induzido por tratamento como polietilenoglicol, aumentou a proporção de assimilados transportados para as raízes de macieiras por um período de 15 dias. No entanto, houve uma diminuição na proporção transportada para o ápice caulinar. Isso contrasta com o tratamento de sombra (acima), no qual a limitação da fonte desvia mais açúcar para as folhas jovens. A intensidade do dreno depende de seu tamanho e atividade A capacidade do dreno de mobilizar fotossintatos em sua direção frequentemente é descrita como intensidade do dreno, a qual depende de dois fatores — o tamanho e a atividade do dreno — como indicado a seguir: Intensidade do dreno = tamanho do dreno x atividade do dreno O tamanho do dreno é a biomassa total do tecido-dreno, e a atividade do dreno é a taxa de absorção de fotossintatos por unidade de biomassa do tecido-dreno. A alteração do tamanho ou da atividade do dreno resulta em mudanças nos padrões de translocação. Por exemplo, a capacidade de uma vagem de ervilha de importar carbono depende da massa seca daquela vagem como uma proporção do número total de vagens. As mudanças na atividade do dreno podem ser complexas, pois várias atividades nos tecidos-dreno podem limitar potencialmente a taxa de absorção por ele. Essas atividades incluem o descarregamento

dos elementos crivados, o metabolismo na parede celular, a absorção a partir do apoplasto e os processos metabólicos que utilizam os fotossintatos no crescimento ou no armazenamento. Os tratamentos experimentais para manipular a intensidade do dreno são, com frequência, não específicos. Por exemplo, o resfriamento de um tecido-dreno, que iniba as atividades que necessitam de energia metabólica, em Capítulo 11 e Translocação no Floema 311 geral resulta na diminuição da velocidade do transporte em direção ao dreno. Experimentos mais recentes utilizam o conhecimento para superexpressar ou subexpressar enzimas específicas relacionadas à atividade do dreno, como aquelas envolvidas no metabolismo da sacarose nesses tecidos. As duas enzimas principais que clivam a sacarose são a invertase ácida e a sacarose sintase, ambas com capacidade de catalisar a primeira etapa da utilização de sacarose. O Tópico 11.10 na internet discute a evidência da relação entre a atividade das enzimas de clivagem da sacarose, especialmente a invertase, e a demanda do dreno. A fonte ajusta-se às alterações de longo prazo na razão fonte-dreno Se em uma planta de soja, onde as folhas foram sombreadas, uma única folha permanecer descoberta por um longo período (p. ex., oito dias), muitas mudanças ocorrerão na folha-fonte remanescente. Tais mudanças incluem o decréscimo na concentração de amido e o aumento na taxa fotossintética, na atividade da rubisco, na concentração de sacarose, no transporte a partir da fonte e na concentração de ortofosfato. Assim, além das alterações observadas em curto prazo na distribuição de fotossintatos entre os diferentes drenos, o metabolismo da fonte ajusta-se às condições alteradas em um prazo mais longo. A taxa fotossintética (a quantidade líquida de carbono fixado por unidade de área foliar por unidade de tempo) muitas vezes aumenta por vários dias, quando aumenta a demanda do tecido-dreno, e decresce, quando diminui a demanda desse tecido. Uma acumulação de fotossintatos (sacarose ou hexoses) na folha-fonte pode ser responsável pela ligação entre a demanda do dreno e a taxa fotossintética nas plantas com armazenamento de amido (ver Tópico 11.11 na internet). Os açúcares agem como moléculas sinalizadoras que regulam muitos processos metabólicos e de desenvolvimento nos vegetais. Em geral, a depleção de carboidratos aumenta a expressão de genes para fotossíntese, mobilização de reservas e processos de exportação, enquanto o suprimento abundante de carbono promove a expressão de genes de

armazenamento e utilização. A sacarose ou as hexoses, que seriam acumuladas como um resultado do decréscimo da demanda dos drenos, reprimem a expressão dos genes fotossintéticos. Curiosamente, os genes que codificam a invertase e a sacarose sintase, que podem catalisar a primeira etapa na utilização da sacarose, e os genes para os transportadores de sacarose-H" do tipo simporte, que desempenham um papel-chave no carregamento apoplástico, também estão entre aqueles regulados pelo suprimento de carboidratos. Essa regulação da fotossíntese pela demanda do dreno sugere que aumentos contínuos na fotossíntese em resposta a concentrações elevadas de CO, na atmosfera podem depender do aumento na intensidade do dreno (aumentando a intensidade do dreno existente ou criando novos drenos). Ver Capítulo 9 para discussão dos efeitos do aumento dos níveis de CO, atmosférico na fotossíntese e o crescimento de plantas.

 Transporte de moléculas sinalizadoras Além de possuir como função principal o transporte de fotossintatos em longas distâncias, o floema é uma das vias de transporte para moléculas sinalizadoras de uma parte para outra do vegetal. Esses sinais de longa distância coordenam a atividade de fontes e drenos e regulam o crescimento e o desenvolvimento da planta. Como indicado anteriormente, os sinais entre as fontes e os drenos podem ser físicos ou químicos. Os sinais físicos, como a mudança de turgor, são transmitidos rapidamente por meio do sistema interconectado dos elementos crivados. Moléculas consideradas tradicionalmente como sinais químicos, como as proteínas e os hormônios vegetais, são encontradas na seiva do floema, bem como mRNAs e pequenos RNAs, os quais recentemente foram incluídos na lista de moléculas sinalizadoras. Os carboidratos translocados também podem atuar como sinais. A pressão de turgor e os sinais químicos coordenam as atividades das fontes e dos drenos A pressão de turgor pode exercer um papel na coordenação das atividades das fontes e dos drenos. Por exemplo, se o descarregamento do floema fosse rápido sob condições de utilização rápida de açúcar no tecido-dreno, as pressões de turgor nos elementos crivados dos drenos seriam reduzidas, e essa redução seria transmitida às fontes. Se o carregamento fosse controlado em parte pelo turgor dos elementos crivados, haveria um aumento no carregamento em resposta a este sinal dos drenos. A resposta contrária seria observada quando o descarregamento fosse lento nos drenos. O carregamento de açúcares de reservas em células ao longo da rota axial também responde às alterações na demanda de soluto. Alguns dados sugerem que o turgor celular pode modificar a atividade da ATPase bombeadora de prótons na membrana plasmática e, portanto, alterar as taxas de transporte. As partes aéreas produzem reguladores de crescimento como auxina, a qual pode ser rapidamente transportada para as raízes pelo floema; as raízes, por sua vez, produzem citocininas, que se movem para a parte aérea através do xilema. As giberelinas (GAs) e o ácido abscísico (ABA) também são transportados por toda a planta no sistema vascular. Os hormônios vegetais desempenham um papel importante na regulação das relações fonte-dreno. Eles afetam a partição dos fotossintatos ao controlarem o crescimento do dreno, a senescência foliar e outros processos do desenvolvimento. As

respostas de defesa das plantas contra herbívoros e patógenos também podem alterar a alocação e a partição de fotoassimilados, com hormônios de defesa como o ácido jasmônico mediando as respostas. O carregamento da sacarose é estimulado por auxina exógena, mas inibido pelo ABA em alguns tecidos-fonte, enquanto o ABA exógeno intensifica, e a auxina inibe, a absorção de sacarose por alguns tecidos-dreno. Os hormônios poderiam regular o carregamento e o descarregamento apoplástico, influenciando os níveis de proteínas transportadoras na membrana plasmática. Outros sítios potenciais da regulação hormonal do descarregamento incluem os transportadores do tonoplasto, as enzimas para o metabolismo da sacarose absorvida, a extensibilidade da parede celular e a permeabilidade dos plasmodesmos no caso do descarregamento simplástico (ver próxima seção). Como indicado anteriormente, os níveis de carboidratos podem influenciar a expressão de genes que codificam componentes da fotossíntese, assim como genes envolvidos na hidrólise da sacarose. Muitos genes têm sido caracterizados como apresentando resposta à depleção e à abundância de açúcar. Portanto, a sacarose não é apenas transportada no floema; esse carboidrato ou seus metabólitos podem atuar como sinais que modificam as atividades das fontes e dos drenos. Por exemplo, na beterraba, o mRNA do transportador de sacarose-Hº do tipo simporte diminui nas folhas-fonte supridas com sacarose exógena pelo xilema. O declínio do mRNA do transportador é acompanhado por uma perda da atividade do transportador nas vesículas da membrana plasmática isoladas das folhas. Um modelo funcional inclui as seguintes etapas: 1. A diminuição da demanda do dreno leva a altos níveis de sacarose no sistema vascular. 2. Níveis altos de sacarose levam a uma diminuição do transportador na fonte. 3. A diminuição do carregamento resulta em aumento da concentração de sacarose na fonte. O aumento das concentrações de sacarose na fonte pode resultar em taxa fotossintética menor (ver Tópico 11.11 na internet). O aumento na acumulação de amido nas folhas-fonte de plantas transformadas com DNA antissenso para o transportador de sacarose-H” do tipo simporte, SUT1, também apoia esse modelo. Os açúcares e outros metabólitos parecem interagir com sinais hormonais para o controle e a integração de muitos processos nos vegetais. A expressão gênica em alguns sistemas fonte-dreno responde tanto a sinais hormonais quanto a açúcares. Proteínas e

RNAs atuam como moléculas sinalizadoras no floema para regular o crescimento e o desenvolvimento vegetal Sabe-se, há muito tempo, que os vírus podem se mover no floema, deslocando-se como complexos de proteínas e ácidos nucleicos ou como partículas virais intactas. Recentemente, moléculas endógenas de RNA e proteínas foram encontradas na seiva do floema, e algumas delas podem atuar como moléculas sinalizadoras ou gerar sinais móveis no floema. Para ser considerada como um sinalizador vegetal, a macromolécula deve preencher alguns critérios: * A macromolécula deve mover-se da fonte ao dreno pelo floema. * A macromolécula deve ser capaz de sair do complexo elemento crivado-célula companheira nos tecidos

-dreno. De forma alternativa, ela deve desencadear a formação de um sinal secundário que transmite a informação para os tecidos-fonte adjacentes ao floema, ou seja, deve iniciar uma cascata de sinal. * Talvez o mais importante: a macromolécula deve ser capaz de modificar as funções de células específicas no dreno. O quanto as várias moléculas presentes no floema preenchem esses critérios? Pelo menos algumas proteínas sintetizadas nas células companheiras podem entrar nos elementos crivados pelos plasmodesmos que conectam os dois tipos celulares e se mover pela corrente de translocação para os tecidos-dreno. Por exemplo, o movimento passivo de proteínas das células companheiras para os elementos crivados foi demonstrado em plantas de Arabidopsis e de tabaco, transformadas com o gene da proteína verde fluorescente (GFP green fluorescent protein) de água-viva, sob o controle do promotor SUC2 de Arabidopsis. O transportador de sacarose-H* SUC2 do tipo simporte é sintetizado nas células companheiras, de modo que as proteínas expressas sob o controle do promotor desse gene também são sintetizadas nessas células, incluindo a GFP. A GFP, que é localizada por sua fluorescência após a excitação com a luz azul, move-se pelos plasmodesmos das células companheiras para os elementos crivados de folhas-fonte (Figura 11.234) e migra pelo floema até os tecidos-dreno, como fazem as proteínas maiores fusionadas à GFP. No entanto, somente a GFP livre é capaz de se mover pela via simplástica para os tecidos-dreno da raiz (Figura 11.23B). De fato, existem poucas evidências de um movimento de proteínas a partir de células externas ao complexo elemento crivado-célula companheira para o floema da fonte ou de um movimento de proteínas do floema para os tecidos-dreno externos ao complexo elemento crivado-célula companheira. Entretanto, o transporte pelo floema de proteínas que modificam funções celulares foi demonstrado, sugerindo que algum sinal, seja a própria proteína ou outra molécula sinalizadora, move-se entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes das fontes e dos drenos. Um exemplo clássico é a proteína FLOWERING LOCUS T (FT), que parece ser um componente importante no estímulo floral que se move da folha-fonte ao ápice, onde induz o florescimento em resposta a condições de indução (ver Capítulo 20). A proteína FT parece se mover das células companheiras das folhas-fonte, onde é expressa, para os elementos crivados das fontes,

provavelmente por difusão pelos plasmodesmos. O movimento da proteína FT nos tecidos apicais também foi demonstrado e acredita-se que ocorra por uma via seletiva. (Ver próxima seção.) Os RNAs transportados no floema consistem em mRNAs endógenos, RNAs patogênicos e pequenos RNAs associados ao silenciamento gênico (ver Capítulo 2). A maioria desses RNAs parece se deslocar no floema como complexos RNA-proteína (ribonucleoproteínas [RNPs]). Assim como as proteínas no floema, existe pouca evidên313 Capítulo 11 e Translocação no Floema (A) (B) Lois aaa aa 2 mm 0,1 mm Figura 11.23 A fluorescência da GFP em folha-fonte e folha-dreno em indivíduos transgênicos de Arabidopsis expressando a GFP sob controle do promotor SUC2 indica que ela se move pelos plasmodesmos a partir das células companheiras para os elementos crivados das folhas-fonte e a partir dos elementos crivados para o mesofilo adjacente das folhas-dreno. (A) A GFP é sintetizada nas células companheiras e se desloca para os elementos crivados da fonte, conforme indicado pela fluorescência brilhante nas nervuras. (B) A GFP livre é importada pela folha-dreno e se desloca para o mesofilo adjacente. Uma vez que a GFP se desloca para os tecidos circundantes, as nervuras não ficam nitidamente delineadas, e a fluorescência (da GFP) é muito mais difusa. Embora a folha-fonte em (A) pareça ter o mesmo tamanho da folha-dreno em (B), a folha“fonte é, de fato, muito maior. Observe que as escalas em (A) e (B) são diferentes. (De Stadler et al., 2005.) cia sobre o movimento desses RNAs entre o complexo elemento crivado-célula companheira e os tecidos adjacentes. No entanto, alguns mRNAs transportados no floema podem causar mudanças visíveis nos drenos após serem descarregados nos tecidos-alvo. Por exemplo, o mRNA para um regulador das respostas ao ácido giberélico (denominado GAI) foi localizado nos elementos crivados e nas células companheiras de abóbora (Curcubita pepo) e foi encontrado na seiva do floema dessa espécie. Indivíduos transgênicos de tabaco, expressando uma versão mutante do gene regulador, apresentaram fenótipo anão e coloração verde-escura. O mRNA para o regulador mutante foi localizado nos elementos crivados e foi capaz de mover-se pelas junções do porta-enxerto até o enxerto tipo selvagem, sendo descarregado nos tecidos apicais. Como consequência, o fenótipo mutante foi observado no novo crescimento do enxerto selvagem. Somente poucos mRNAs específicos parecem ser transportados por longas distâncias no

floema. Motivos nas sequências codificadoras e nas regiões não traduzidas do RNA desempenham função importante no movimento de longa distância do RNA GAI. Resultados semelhantes

 foram obtidos para mRNA do fator de transcrição BEL5 em batata (Solanum tuberosum). Os transcritos BELS5 formados nas folhas movem-se no floema através das junções do porta-enxerto aos ápices dos estolões, no local da indução do tubérculo, e o movimento está relacionado ao aumento da produção de tubérculos. O acúmulo preferencial de mRNA ocorre quando, além das regiões codificadoras, estão presentes regiões não traduzidas. Ver Tópico 11.12 na internet para discussão adicional sobre esses tópicos. Plasmodesmos atuam na sinalização do floema Os plasmodesmos têm sido relacionados a praticamente todos os aspectos da translocação no floema, do carregamento e do transporte de longa distância (os poros nas áreas crivadas e nas placas crivadas são plasmodesmos modificados) à alocação e à partição. Que função os plasmodesmos exercem na sinalização macromolecular no floema? O mecanismo de transporte pelos plasmodesmos (denominado tráfego) pode ser passivo (sem destino) ou seletivo e regulado. Quando uma molécula se move passivamente, seu tamanho deve ser menor que o limite de exclusão por tamanho (SEL, size exclusion limit) do plasmodesmo. Como indicado anteriormente, a GFP move-se passivamente pelos plasmodesmos. Por outro lado, quando uma molécula se move de forma seletiva, ela deve possuir um sinal de tráfego ou ser destinada de outra maneira para o plasmodesmo. O transporte de alguns fatores de transcrição e de proteínas de movimento viral parece ocorrer por meio de mecanismos seletivos. As proteínas de movimento viral interagem diretamente com os plasmodesmos para permitir a passagem dos ácidos nucleicos virais entre as células. Uma vez nos plasmodesmos, as proteínas de movimento atuam para aumentar o SEL dos plasmodesmos, permitindo a passagem do genoma viral entre as células. Acredita-se que as proteínas endógenas desempenhem funções similares às proteínas FT e às proteínas P (ver Tópico 11.12 na internet). Também é necessária a interação com os componentes junto aos ou dentro dos plasmodesmos, como as chaperonas. É adequado finalizar este capítulo com tópicos de pesquisas que continuarão a desafiar fisiologistas vegetais no futuro: a regulação do crescimento e do desenvolvimento pelo transporte de RNA endógeno e proteínas sinalizadoras, a natureza das proteínas que facilitam o transporte dos sinais pelos plasmodesmos e a possibilidade de direcionar os

sinais para drenos específicos em contraste com o fluxo de massa. Muitas outras áreas potenciais de questionamentos foram indicadas neste capítulo, como o mecanismo de transporte no floema de gimnospermas, a natureza e a função de proteínas no lume dos elementos crivados e a magnitude dos gradientes de pressão nos elementos crivados, especialmente em árvores. Como sempre ocorre na ciência, a resposta a uma pergunta gera muitas outras perguntas! RESUMO A translocação no floema move os produtos da fotossíntese de folhas maduras para as áreas de crescimento e armazenagem. O floema também transporta sinais químicos e redistribui íons e outras substâncias pelo corpo da planta. Rotas de translocação * Os elementos crivados (floema) conduzem açúcares e outros compostos orgânicos pela planta (Figuras 11.1-11.3). Durante o desenvolvimento, os elementos crivados perdem muitas organelas, mantendo somente a membrana plasmática, as mitocôndrias e os plastídios modificados, além do REL (Figuras 11.3, 11.4). Os elementos crivados são interconectados por poros presentes em suas paredes celulares (Figura 11.5). Em gimnospermas, o REL recobre as áreas crivadas e é contínuo através dos poros crivados e a cavidade mediana (Figura 11.6, Tabela 11.1). As proteínas P e a calose vedam o floema danificado, limitando a perda de seiva. As células companheiras auxiliam no transporte dos produtos fotossintéticos para os elementos crivados. Elas também fornecem proteínas e ATP aos elementos crivados (Figuras 11.311.5, 11.7). Padrões de translocação: fonte-dreno e A translocação no floema não é definida pela gravidade. A seiva é translocada das fontes para os drenos, e as rotas envolvidas muitas vezes são complexas (Figura 11.8). Materiais translocados no floema e A composição da seiva foi determinada; os açúcares não redutores são as principais moléculas transportadas (Tabela 11.2, Figura 11.9). e A seiva inclui proteínas, muitas das quais podem ter funções relacionadas com reações ao estresse e de defesa. Taxa de movimento e As velocidades de transporte no floema são elevadas e excedem muito a taxa de difusão em longa distância. Modelo de fluxo de pressão: um mecanismo passivo para a translocação no floema * O modelo de fluxo de pressão explica a translocação no floema como um fluxo de massa de solução acionado por um gradiente de pressão gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno.

RESUMO

A translocação no floema move os produtos da fotossíntese de folhas maduras para as áreas de crescimento e armazenagem. O floema também transporta sinais químicos e redistribui íons e outras substâncias pelo corpo da planta.

Rotas de translocação

- Os elementos crivados (floema) conduzem açúcares e outros compostos orgânicos pela planta (**Figuras 11.1-11.3**).
- Durante o desenvolvimento, os elementos crivados perdem muitas organelas, mantendo somente a membrana plasmática, as mitocôndrias e os plastídios modificados, além do REL (**Figuras 11.3, 11.4**).
- Os elementos crivados são interconectados por poros presentes em suas paredes celulares (**Figura 11.5**).
- Em gimnospermas, o REL recobre as áreas crivadas e é contínuo através dos poros crivados e a cavidade mediana (**Figura 11.6, Tabela 11.1**).
- As proteínas P e a calose vedam o floema danificado, limitando a perda de seiva.
- As células companheiras auxiliam no transporte dos produtos fotossintéticos para os elementos crivados. Elas também fornecem proteínas e ATP aos elementos crivados (**Figuras 11.3-11.5**, **11.7**).

Padrões de translocação: fonte-dreno

- A translocação no floema não é definida pela gravidade. A seiva é translocada das fontes para os drenos, e as rotas envolvidas muitas vezes são complexas (**Figura 11.8**).

Materiais translocados no floema

- A composição da seiva foi determinada; os açúcares não redutores são as principais moléculas transportadas (**Tabela 11.2, Figura 11.9**).
- A seiva inclui proteínas, muitas das quais podem ter funções relacionadas com reações ao estresse e de defesa.

Taxa de movimento

- As velocidades de transporte no floema são elevadas e excedem muito a taxa de difusão em longa distância.

Modelo de fluxo de pressão: um mecanismo passivo para a translocação no floema

- O modelo de fluxo de pressão explica a translocação no floema como um fluxo de massa de solução acionado por um gradiente de pressão gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno.

e O carregamento do floema na fonte e o descarregamento do floema no dreno estabelecem o gradiente de pressão para o fluxo de massa passivo e de longa distância (Figura 11.10). e Os gradientes de pressão nos elementos crivados podem ser moderados; as pressões em plantas herbáceas e árvores parecem ser semelhantes. Modelos alternativos para a translocação de fluxo de massa estão sendo desenvolvidos. Carregamento do floema e A exportação de açúcares a partir das fontes envolve alocação de fotossintatos para o transporte, transporte de curta distância e carregamento do floema. e O carregamento do floema pode ocorrer pelas rotas simplástica ou apoplástica (Figura 11.14). e A sacarose é ativamente transportada para o complexo elemento crivado-célula companheira na rota apoplástica (Figuras 11.15, 11.16). e O modelo de aprisionamento de polímeros retém os polímeros que são sintetizados a partir da sacarose nas células intermediárias; os oligossacarídeos maiores podem difundir-se somente para os elementos crivados (Figura 11.17). e As rotas de carregamento apoplástico e simplástico do floema apresentam características definidas (Tabela 11.3). Descarregamento do floema e transição dreno-fonte e A importação de açúcares nas células-dreno envolve descarregamento do floema, transporte de curta distância e armazenamento/metabolismo. e O descarregamento do floema e o transporte de curta distância podem ocorrer pelas rotas simplástica ou apoplástica em drenos diferentes (Figura 11.18). e O transporte para os tecidos-dreno depende de energia. e Ainterrupção da importação e o início da exportação são eventos separados e há uma transição gradual de dreno para fonte (Figuras 11.19, 11.20). Capítulo 11 e Translocação no Floema e A transição de dreno para fonte requer algumas condições, incluindo a expressão e a localização do transportador de sacarose-H* do tipo simporte (Figura 11.21). Distribuição dos fotossintatos: alocação e partição e A alocação nas folhas-fonte inclui a síntese de compostos de armazenamento, a utilização metabólica e a síntese de compostos para transporte. e A regulação da alocação deve controlar a distribuição do carbono fixado no ciclo de Calvin-Benson, a síntese de amido, a síntese de sacarose e a respiração (Figura 11.22). Diversos sinais químicos e físicos estão envolvidos na partição de recursos entre os vários drenos. Na competição por fotossintatos, a intensidade do dreno depende do seu tamanho e da sua atividade.

Em resposta a condições alteradas, mudanças de curto prazo alteram a distribuição de fotossintatos entre diferentes drenos, enquanto mudanças de longo prazo ocorrem no metabolismo da fonte e alteram a quantidade de fotossintatos disponíveis para transporte. Transporte de moléculas sinalizadoras e A pressão de turgor, as citocininas, as giberelinas e o ácido abscísico têm funções sinalizadoras na coordenação das atividades das fontes e dos drenos. e Algumas proteínas podem se mover das células companheiras para os elementos crivados de folhas-fonte e, através do floema, para folhas-dreno (Figura 11.23). e As proteínas e os RNAs transportados no floema podem alterar as funções celulares. e Mudanças no limite de exclusão por tamanho (SEL) podem controlar o que passa pelos plasmodesmos. MATERIAL DA INTERNET e Tópico 11.1 Elementos crivados como células de transporte entre fontes e drenos Vários métodos demonstram que o açúcar é transportado nos elementos crivados (floema); fatores anatômicos e de desenvolvimento afetam o padrão básico de transporte fonte-dreno. e Tópico 11.2 Um mecanismo adicional para bloquear elementos crivados danificados na família das leguminosas Corpos de proteína P rapidamente se dispersam e bloqueiam os tubos crivados de leguminosas após o ferimento. e Tópico 11.3 Amostra da seiva do floema Exsudação a partir de ferimentos e de estiletes excisados de afídeos libera seiva do floema suficiente para análise. e Tópico 11.4 Transporte de nitrogênio no floema A soja é uma espécie de importância econômica amplamente utilizada para estudar o transporte de nitrogênio no floema. e Tópico 11.5 Monitoramento do trânsito na “autoestrada” de açúcar: taxas de transporte de açúcar no floema Várias técnicas medem a taxa de transferência de massa no floema, a massa seca em movimento por um corte transversal do elemento crivado por unidade de tempo. e Tópico 11.6 Modelos alternativos para o fluxo de massa Alguns modelos matemáticos sugerem que o gradiente de pressão nos elementos crivados é pequeno. e Tópico 11.7 Experimentos sobre o carregamento do floema Existem evidências para o carregamento apoplástico 315

- O carregamento do floema na fonte e o descarregamento do floema no dreno estabelecem o gradiente de pressão para o fluxo de massa passivo e de longa distância (**Figura 11.10**).
- Os gradientes de pressão nos elementos crivados podem ser moderados; as pressões em plantas herbáceas e árvores parecem ser semelhantes. Modelos alternativos para a translocação de fluxo de massa estão sendo desenvolvidos.

Carregamento do floema

- A exportação de açúcares a partir das fontes envolve alocação de fotossintatos para o transporte, transporte de curta distância e carregamento do floema.
- O carregamento do floema pode ocorrer pelas rotas simplástica ou apoplástica (**Figura 11.14**).
- A sacarose é ativamente transportada para o complexo elemento crivado-célula companheira na rota apoplástica (**Figuras 11.15, 11.16**).
- O modelo de aprisionamento de polímeros retém os polímeros que são sintetizados a partir da sacarose nas células intermediárias; os oligossacarídeos maiores podem difundir-se somente para os elementos crivados (**Figura 11.17**).
- As rotas de carregamento apoplástico e simplástico do floema apresentam características definidas (**Tabela 11.3**).

Descarregamento do floema e transição dreno-fonte

- A importação de açúcares nas células-dreno envolve descarregamento do floema, transporte de curta distância e armazenamento/metabolismo.
- O descarregamento do floema e o transporte de curta distância podem ocorrer pelas rotas simplástica ou apoplástica em drenos diferentes (**Figura 11.18**).
- O transporte para os tecidos-dreno depende de energia.
- A interrupção da importação e o início da exportação são eventos separados e há uma transição gradual de dreno para fonte (**Figuras 11.19, 11.20**).
- A transição de dreno para fonte requer algumas condições, incluindo a expressão e a localização do transportador de sacarose-H^+ do tipo simporte (**Figura 11.21**).

Distribuição dos fotossintatos: alocação e partição

- A alocação nas folhas-fonte inclui a síntese de compostos de armazenamento, a utilização metabólica e a síntese de compostos para transporte.
- A regulação da alocação deve controlar a distribuição do carbono fixado no ciclo de Calvin-Benson, a síntese de amido, a síntese de sacarose e a respiração (**Figura 11.22**).
- Diversos sinais químicos e físicos estão envolvidos na partição de recursos entre os vários drenos.
- Na competição por fotossintatos, a intensidade do dreno depende do seu tamanho e da sua atividade.
- Em resposta a condições alteradas, mudanças de curto prazo alteram a distribuição de fotossintatos entre diferentes drenos, enquanto mudanças de longo prazo ocorrem no metabolismo da fonte e alteram a quantidade de fotossintatos disponíveis para transporte.

Transporte de moléculas sinalizadoras

- A pressão de turgor, as citocininas, as giberelinas e o ácido abscísico têm funções sinalizadoras na coordenação das atividades das fontes e dos drenos.
- Algumas proteínas podem se mover das células companheiras para os elementos crivados de folhas-fonte e, através do floema, para folhas-dreno (**Figura 11.23**).
- As proteínas e os RNAs transportados no floema podem alterar as funções celulares.
- Mudanças no limite de exclusão por tamanho (SEL) podem controlar o que passa pelos plasmodesmos.

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 11.1 **Elementos crivados como células de transporte entre fontes e drenos** Vários métodos demonstram que o açúcar é transportado nos elementos crivados (floema); fatores anatômicos e de desenvolvimento afetam o padrão básico de transporte fonte-dreno.
- Tópico 11.2 **Um mecanismo adicional para bloquear elementos crivados danificados na família das leguminosas** Corpos de proteína P rapidamente se dispersam e bloqueiam os tubos crivados de leguminosas após o ferimento.
- Tópico 11.3 **Amostra da seiva do floema** Exsudação a partir de ferimentos e de estiletes excisados de afídeos libera seiva do floema suficiente para análise.
- Tópico 11.4 **Transporte de nitrogênio no floema** A soja é uma espécie de importância econômica amplamente utilizada para estudar o transporte de nitrogênio no floema.
- Tópico 11.5 **Monitoramento do trânsito na "autoestrada" de açúcar: taxas de transporte de açúcar no floema** Várias técnicas medem a taxa de transferência de massa no floema, a massa seca em movimento por um corte transversal do elemento crivado por unidade de tempo.
- Tópico 11.6 **Modelos alternativos para o fluxo de massa** Alguns modelos matemáticos sugerem que o gradiente de pressão nos elementos crivados é pequeno.
- Tópico 11.7 **Experimentos sobre o carregamento do floema** Existem evidências para o carregamento apoplástico

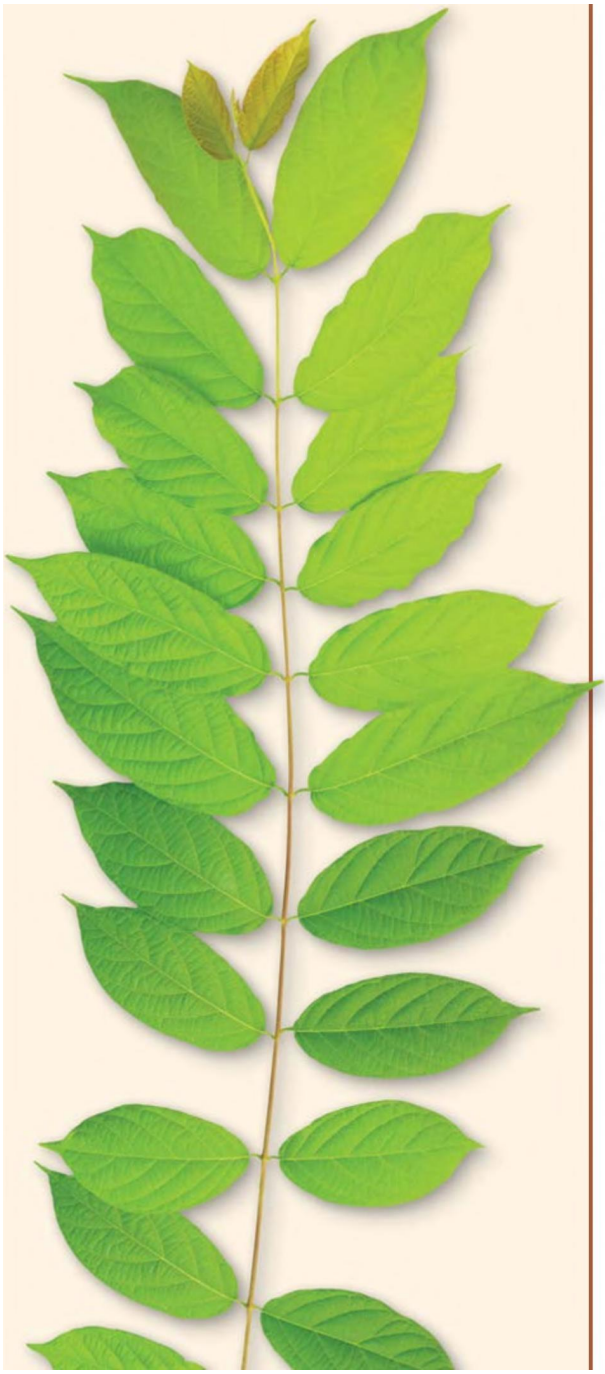
crivados em algumas espécies e para o carregamento simplástico (aprisionamento de polímeros) em outras. Enquanto carreadores ativos foram identificados e caracterizados para algumas substâncias que entram no floema, outras substâncias podem entrar passivamente nos elementos crivados. Tópico 11.8 Experimentos sobre o descarregamento do floema O descarregamento apoplástico varia em suas necessidades de energia e na função da invertase da parede celular. Tópico 11.9 Alocação nas folhas-fonte: o equilíbrio entre a síntese de amido e sacarose Experimentos com mutantes e plantas transgênicas revelam a flexibilidade na regulação da síntese de amido e de sacarose nas folhas-fonte. e Tópico 11.10 Partição: o papel das enzimas do metabolismo de sacarose nos drenos O aumento na atividade da invertase da parede celular pode potencializar o transporte para um dreno, enguanto a diminuição na atividade pode inibir o transporte para o dreno. Tópico 11.11 Os possíveis mecanismos de ligação entre a demanda do dreno e a taxa fotossintética nos armazenadores de amido A acumulação de fotossintatos diminui a taxa fotossintética. Tópico 11.12 Proteínas e RNAs: moléculas de sinalização no floema Algumas proteínas e RNAs são transportados entre células companheiras e elementos crivados, deslocam-se pelos elementos crivados entre as fontes e os drenos e podem alterar funções celulares nos drenos. Existe pouca evidência sobre o movimento de proteínas fora das células companheiras. Leituras sugeridas Andriunas, F. A, Zhang, H.-M,, Xia, X. Patrick, J. W. and Offler, €. E. (2013) Intersection of transfer cells with phloem biology —Broad evolutionary trends, function, and induction. Front. Plant Sci. 4: 221. [DOI 10.3389/ pls.2013.00221] Holbrook, N. M., and Zwieniecki, M. A, eds. (2005) Vascular Transport in Plants. Elsevier Academic Press, Burlington, MA. Jekat, S. B. Ernst, A. M., von Bohl, A., Zielonka, S., Twyman, R. M, Noll, G. A. and Prufer, D. (2013) P-proteins in Arabidopsis are heteromeric structures involved in rapid sieve tube sealing. Front. Plant Sci. 4: 225. [DOI: 10.3389/ fpls.2013.00225] Knoblauch, M. and Oparka, K. (2012) The structure of the phloem — Still more questions than answers. Plant J. 70: 147-156. Liesche, J., and Schulz, A. (2013) Modeling the parameters for plasmodesmatal sugar filtering in active symplasmic phloem loaders. Front. Plant Sci. 4: 207. [DOI: 10.3389/ fpls.2013.00207]

Mullendore, D. L., Windt, C. W., Van As, H. and Knoblauch, M. (2010) Sieve tube geometry in relation to phloem flow. Plant Cell 22: 579-598. Patrick, J. W. (2013) Does Don Fisher's high-pressure manifold model account for phloem transport and resource partitioning? Front. Plant Sci. 4: 184. Slewinski, T. L. Zhang, C. and Turgeon, R. (2013) Structural and functional heterogeneity in phloem loading and transport. Front. Plant Sci. 4: 244. [DOI: 10.3389/ fpls.2013.00244] Thompson, G. A. and van Bel, A.J. E, eds. (2013) Phloem: Molecular Cell Biology, Systemic Communication, Biotic Interactions. Wiley-Blackwell, Ames, IA. Turgeon, R. (2010) The puzzle of phloem pressure. Plant Physiol. 154: 578-581. Yoo, S.-C., Chen, C, Rojas, M., Daimon, Y. Ham, B.-K., Araki, T, and Lucas, W.J. (2013) Phloem long-distance delivery of FLOWERING LOCUS T (FT) to the apex. Plant J. 75: 456468. Zhang, €. Yu, X. Ayre, B. G. and Turgeon, R. (2012) The origin and composition of cucurbit “phloem” exudate. Plant Physiol. 158: 1873-1882.

dos elementos crivados em algumas espécies e para o carregamento simplástico (aprisionamento de polímeros) em outras. Enquanto carreadores ativos foram identificados e caracterizados para algumas substâncias que entram no floema, outras substâncias podem entrar passivamente nos elementos crivados.

- **Tópico 11.8 Experimentos sobre o descarregamento do floema** O descarregamento apoplástico varia em suas necessidades de energia e na função da invertase da parede celular.
- **Tópico 11.9 Alocação nas folhas-fonte: o equilíbrio entre a síntese de amido e sacarose** Experimentos com mutantes e plantas transgênicas revelam a flexibilidade na regulação da síntese de amido e de sacarose nas folhas-fonte.
- **Tópico 11.10 Partição: o papel das enzimas do metabolismo de sacarose nos drenos** O aumento na atividade da invertase da parede celular pode potencializar o transporte para um dreno, enquanto a diminuição na atividade pode inibir o transporte para o dreno.
- **Tópico 11.11 Os possíveis mecanismos de ligação entre a demanda do dreno e a taxa fotossintética nos armazenadores de amido** A acumulação de fotossintatos diminui a taxa fotossintética.
- **Tópico 11.12 Proteínas e RNAs: moléculas de sinalização no floema** Algumas proteínas e RNAs são transportados entre células companheiras e elementos crivados, deslocam-se pelos elementos crivados entre as fontes e os drenos e podem alterar funções celulares nos drenos. Existe pouca evidência sobre o movimento de proteínas fora das células companheiras.

Respiração e Metabolismo de Lipídeos fotossíntese fornece as unidades orgânicas básicas das quais dependem as plantas (e quase todos os outros organismos). Com seu metabolismo de carbono associado, a respiração libera, de maneira controlada, a energia armazenada nos compostos de carbono para uso celular. Ao mesmo tempo, ela gera muitos precursores de carbono para a biossíntese. Este capítulo inicia revisando a respiração em seu contexto metabólico, enfatizando as conexões entre os processos envolvidos e as características especiais peculiares às plantas. A respiração será também relacionada aos recentes desenvolvimentos na compreensão da bioquímica e da biologia molecular das mitocôndrias vegetais e dos fluxos respiratórios em tecidos de plantas intactas. Em seguida, são descritas as rotas da biossíntese de lipídeos que levam à acumulação de gorduras e óleos, usados para a armazenagem de energia e carbono por muitas espécies vegetais. A síntese de lipídeos e sua influência sobre as propriedades das membranas também são examinadas. Finalmente, são discutidas as rotas catabólicas envolvidas na decomposição de lipídeos e na conversão de seus produtos da degradação em açúcares, que ocorre durante a germinação de sementes oleaginosas. Visão geral da respiração vegetal A respiração aeróbica (que exige oxigênio) é comum a quase todos os organismos eucarióticos, e, em linhas gerais, o processo respiratório em plantas é similar àquele encontrado em animais e outros eucariotos aeróbicos. No entanto, alguns aspectos específicos da respiração vegetal distinguem-na de seu equivalente animal. A respiração aeróbica é o processo biológico pelo qual compostos orgânicos reduzidos são oxidados em uma maneira controlada. Durante a respiração, a energia é liberada e armazenada transitoriamente em um composto, trifosfato de adenosina (ATP, de adenosine triphosphate), que é usado pelas reações celulares para manutenção e desenvolvimento. A glicose geralmente é citada como o substrato para a respiração. Na maioria dos tipos de células vegetais, entretanto, o carbono reduzido é derivado de fontes como o dissacarídeo sacarose, outros açúcares, ácidos orgãnicos, trioses fosfato da fotossíntese e metabólitos da degradação lipídica e proteica (Figura 12.1).



318 Unidadell + Bioquímica e Metabolismo Figura 12.1 Visão geral da respiração. gliconeogênese, o carbono oriundo da deCITOSOL Os substratos para a respiração são gerados por outros processos celulares e en- PLASTÍDIO SS tram nas rotas respiratórias. As rotas da Armazenagem, - glicólise e oxidativa das pentoses fosfato no Adi do no = do citosol e nos plastídios convertem açúcares em ácidos orgânicos como o piruvato, via Rota das Glicólise | | Rota das hexoses fosfato e trioses fosfato, gerando mas pa NADH ou NADPH e ATP. Os ácidos orgâni- E HEResE = Hexose-P Ss) cos são oxidados no ciclo mitocondrial do Pentose-P Pentose-P ácido cítrico; o NADH e o FADH, produzi- Es | | ZA de free acena mem | | | pm fe = [meo] A e ATP-sintase na fosforilação oxidativa. Na Co, [NADPH | | | co, [NADPH | composição de lipídeos é degradado nos glioxissomos, metabolizado no ciclo do ácido cítrico e, após, utilizado para sintetizar açúcares no citosol por glicólise reversa. Do ponto de vista químico, a respiração vegetal pode ser expressa como a oxidação da molécula de 12 carbonos (sacarose) e a redução de 12 moléculas de O;: C HO + 13H,0 > 12C0, + 48H' + 487 20, + 48H' + 48e > 24H,0 resultando na seguinte reação líquida: C,,H,0, +120, > 12C0, + 11H,0 Essa reação é o inverso do processo fotossintético; ela representa uma reação redox acoplada, na qual a sacarose é completamente oxidada a CO,, enquanto o oxigênio serve como aceptor final de elétrons, sendo reduzido à água no processo. À variação na energia livre de Gibbs padrão (AG?) para a reação líquida é —5.760 kJ por mol (342 g) de sacarose oxidada. Esse grande valor negativo significa que o ponto de equilíbrio é fortemente deslocado para a direita e muita energia é, portanto, liberada pela degradação da sacarose. A liberação controlada dessa energia livre, em conjunto com seu acoplamento à síntese de ATP é a principal função do metabolismo respiratório, embora, de maneira alguma, a única. Para impedir o dano por aquecimento de estruturas celulares, a célula oxida a sacarose em uma série de reações graduais. Essas reações podem ser agrupadas em quatro processos principais: a glicólise, a rota oxidativa das pentoses fosfato, o ciclo do ácido cítrico e a fosforilação Armazenagem = |Ácidos orgânicos Fotossíntese Ciclo do ácido No Fosforilação oxidativa EO, s, Decomposição de lipídeos oxidativa. Essas rotas não funcionam isoladamente, mas trocam metabólitos em vários níveis. Os substratos para a respiração entram no

processo respiratório em diferentes pontos das rotas, conforme resumido na Figura 12.1. º À glicólise envolve uma série de reações catalisadas por enzimas localizadas tanto no citosol quanto nos plastídios. Um açúcar — por exemplo, a sacarose — é parcialmente oxidado via açúcares fosfato de seis carbonos (hexoses fosfato) e açúcares fosfato de três carbonos (trioses fosfato) para produzir um ácido orgánico — por exemplo, piruvato. O processo rende uma pequena quantidade de energia como ATP e exerce poder redutor sob a forma do nucleotídeo nicotinamida reduzido, NADH. e Na rota oxidativa das pentoses fosfato, também localizada tanto no citosol quanto nos plastídios, a glicose-6-fosfato de seis carbonos é inicialmente oxidada a ribulose-5-fosfato de cinco carbonos. O carbono é perdido como CO, e o poder redutor é conservado na forma de outro nucleotídeo nicotinamida reduzido, NADPH. Nas reações subsequentes próximas ao equilíbrio da rota das pentoses fosfato, a ribulose-5-fosfato é convertida em açúcares de 3 a 7 carbonos. Esses intermediários podem ser usados em rotas biossintéticas ou reentrar na glicólise.

* No ciclo do ácido cítrico, piruvato é oxidado completamente a CO», via oxidações graduais de ácidos orgãnicos no compartimento mais interno da mitocôndria — a matriz. Esse processo mobiliza a maior quantidade de poder redutor (16 NADH + 4 FADH, por sacarose) e uma pequena quantidade de energia (ATP) a partir da decomposição da sacarose. Na fosforilação oxidativa, os elétrons são transferidos ao longo de uma cadeia de transporte de elétrons, que consiste em uma série de complexos proteicos inseridos na mais interna das duas membranas mitocondriais. Esse sistema transfere elétrons do NADH (e espécies relacionadas) — produzidos por glicólise, rota oxidativa das pentoses fosfato e ciclo do ácido cítrico — ao oxigênio. Essa transferência de elétrons desprende uma grande quantidade de energia livre, da qual boa parte é conservada por meio da síntese de ATP a partir de ADP e P, (fosfato inorgânico) e catalisada pela enzima ATP-sintase. Coletivamente, as reações redox o) [o | | HCO —P—O—P — OCH, NAD* (NADP*) +2e+2H* FAD Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos 319 da cadeia de transporte de elétrons e a síntese de ATP são chamadas de fosforilação oxidativa. Nicotinamida adenina dinucleotídeo (NAD'*/NADH) é um cofator orgânico (coenzima) associado a muitas enzimas que catalisam reações redox celulares. NAD” é a forma oxidada que sofre uma redução reversível envolvendo dois elétrons para produzir NADH (Figura 12.2). O potencial de redução-padrão para o par redox NAD*/ NADH é cerca de 320 mv. Isso indica que o NADH é um redutor relativamente forte (i.e. doador de elétrons), que pode conservar a energia livre carregada pelos elétrons liberados durante as oxidações graduais da glicólise e do ciclo do ácido cítrico. Um composto relacionado, nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato (NADP'/NADPH), tem uma função similar na fotossíntese (ver Capítulos 7 e 8) e na rota oxidativa das pentoses fosfato, bem como participa do metabolismo mitocondrial. Esses papéis serão discutidos mais adiante neste capítulo. NAD(P)H CH> 4H 1 N do Rr” | NH N | 4 o FADH; (FMNH,) Figura 12.2 Estruturas e reações dos principais nucleotídeos carregadores de elétrons envolvidos na bioenergética respiratória. (A) Redução do NAD(P)* a NAD(P)H. Um hidrogênio (em vermelho) no NAD* é substituído por um grupo fosfato (também em vermelho) no NADP*. (B) Redução do FAD a FADH,. O FMN é idêntico à porção flavina do FAD e é

mostrado na caixa tracejada. As áreas sombreadas de azul mostram as porções das moléculas que estão envolvidas na reação redox.

320 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo (A) Fase inicial da glicólise Substratos de diferentes fontes são canalizados em triose fosfato. Para cada molécula de sacarose que é metabolizada, quatro SEREIGES moléculas de triose fosfato são formadas. O CITOSOL processo requer uma adição de até 4 ATPs. UDP Sacarose sintase Invertase Glicólise (CLOROPLASTO) UDP-glicose Frutose Glicose < Amido BE; UDP-glicose- ! A -pirofosforilase UTP Glicose 6-P

(8) cHoH Bon, H O H HOCH 00 HW a eo (0) oH HO H H HO CH;OH HO OH OH H OH oH H H OH Sacarose Glicose 6-P (Pon,c O. cH,0H (Pon,c O. cHo(P) H H HO 0H H HO 0H oH H oH H Frutose 6-P Frutose-1,6-bifosfato Ed dad N N N | o O | fi Hco—(P) rd H,co—(P) Gliceraldeído-3-P H,COo— Di-hidroxiacetona-P ? (O) 1,3-bifosfoglicerato (6) o o o o o NZ NZ Nil | | | HCOH HCO—(P) co —(P) ne a ” 3-P-glicerato 2-P-glicerato Fosfoenolpiruvato (0) o (o) o s q á Ss a d H | | | cC = o0 HcoH cC = o0 CH,OH | | | | CH; CH; CH; CH; Piruvato Lactato Acetaldeído Etanol Figura 12.3 Reações da glicólise e da fermentação vegetais. (A) Na rota glicolítica principal, a sacarose é oxidada via hexoses fosfato e trioses fosfato ao ácido orgânico piruvato, mas as plantas também realizam reações alternativas. Todas as enzimas incluídas nesta figura foram medidas em níveis suficientes para sustentar as taxas de respiração observadas em tecidos intactos, e os fluxos pela rota foram observados in vivo. As setas duplas indicam reações reversíveis; as setas simples, reações essencialmente irreversíveis. (B) Estruturas de intermediários de carbono. P, grupo fosfato. A oxidação do NADH pelo oxigênio via cadeia de transporte de elétrons desprende energia livre (220 kJ mol”) que governa a síntese de cerca de 60 ATPs (como será visto mais adiante). Pode-se elaborar um quadro mais complexo da respiração, relacionado ao seu papel no metabolismo energético celular, acoplando as duas reações que seguem: CO DO DC ALHO 60 ADP + 60 P, — 60 ATP + 60 H,O Deve ser lembrado que nem todo carbono que entra na rota respiratória termina como CO,. Muitos intermediários de carbono respiratórios são os pontos de partiCapítulo 12 * Respiração e Metabolismo de Lipídeos 321 da para rotas que sintetizam aminoácidos, nucleotídeos, lipídeos e muitos outros compostos. Glicólise Nas etapas iniciais da glicólise (das palavras gregas glykos, “açúcar”, e lysis, “quebra”), carboidratos são convertidos em hexoses-fosfato, cada uma das quais é então decomposta em duas trioses fosfato. Em uma fase subsequente, conservadora de energia, cada triose fosfato é oxidada e rearranjada, produzindo uma molécula de piruvato, um ácido orgânico. Além de preparar o substrato para a oxidação no ciclo do ácido cítrico, a glicólise produz uma pequena quantidade de energia química sob a forma de ATP e de NADH. Quando o oxigênio molecular não está disponível — por exemplo, em raízes em solos alagados -, a glicólise pode ser a

fonte principal de energia para as células. Para essa tarefa, as rotas fermentativas, realizadas no citosol, devem reduzir o piruvato para reciclar o NADH produzido na glicólise. Nesta seção, são descritas as rotas glicolíticas e fermentativas básicas, enfatizando as características que são específicas para as células vegetais. Na seção seguinte, será discutida a rota das pentoses fosfato, outra rota em plantas para a oxidação de açúcares. A glicólise metaboliza carboidratos de várias fontes A glicólise ocorre em todos os organismos vivos (procariotos e eucariotos). As principais reações associadas à rota glicolítica clássica em plantas são quase idênticas âquelas em células animais (Figura 12.3). No entanto, a glicólise em plantas tem características reguladoras singulares, rotas enzimáticas alternativas para várias etapas e uma rota glicolítica parcial paralela em plastídios. Em animais, o substrato para a glicólise é a glicose, e o produto final é o piruvato. Visto que, na maioria das plantas, a sacarose é o principal açúcar translocado e, portanto, a forma de carbono que a maioria dos tecidos não fotossintéticos importa, ela (e não a glicose) pode ser considerada como o verdadeiro substrato de açúcar para a respiração vegetal. Os produtos finais da glicólise vegetal incluem outro ácido orgânico, o malato. Nas etapas iniciais da glicólise, a sacarose é decomposta em duas unidades de monossacarídeos — glicose e frutose — que podem prontamente ingressar na rota glicolítica. Duas rotas para a decomposição da glicose são conhecidas em plantas, sendo que ambas participam na utilização da sacarose a partir do descarregamento do floema (ver Capítulo 11): a rota da invertase e a rota da sacarose sintase. As invertases hidrolisam a sacarose na parede celular, no vacúolo ou no citosol em suas duas hexoses componentes (glicose e frutose). As hexoses são, então, fosforiladas no citosol por uma hexoquinase que usa ATP para formar hexoses fosfato. Alternativamente, sacarose sintase combina a sacarose com UDP, produzindo frutose e UDP-glicose no citosol. A UDP-glicose pirofosforilase, então,

322 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo converte UDP-glicose e pirofostafo (PP;) em UTP e glicose-6-fosfato (ver Figura 12.3). Enquanto a reação da sacarose sintase é próxima ao equilíbrio, a reação da invertase é essencialmente irreversível, dirigindo o fluxo adiante. Por meio de estudos de plantas transgênicas carentes de invertases específicas ou sacarose sintase, foi constatado que cada enzima é essencial para processos vitais específicos, mas diferenças são observadas entre tecidos e espécies vegetais. Por exemplo, a sacarose sintase e a invertase da parede celular são necessárias para o desenvolvimento normal do fruto em várias espécies cultivadas, enquanto a degradação citosólica da sacarose pela invertase é necessária para a integridade ótima da parede celular de células da raiz e a respiração foliar em Arabidopsis thaliana. Tanto a sacarose sintase e quanto a invertase podem degradar sacarose na glicólise e, se uma das enzimas não está presente, por exemplo, em um mutante, a(s) outra(s) enzima(s) pode(m) ainda manter a respiração. A existência de rotas diferentes que servem a uma função similar e podem, portanto, substituir-se mutuamente sem uma clara perda de função é chamada de redundância metabólica; ela é uma característica comum no metabolismo vegetal. Em plastídios, ocorre uma glicólise parcial que produz metabólitos para reações biossintéticas plastidiais, por exemplo, a síntese de ácidos graxos, tetrapirróis e aminoácidos aromáticos. O amido é sintetizado e catabolizado somente nos plastídios, e o carbono obtido da degradação do amido (p. ex. em um cloroplasto à noite) ingressa na rota glicolítica no citosol primariamente como glicose (ver Capítulo 8). Na luz, os produtos fotossintéticos entram na rota glicolítica diretamente como triose fosfato. Em linhas gerais, a glicólise funciona como um funil com uma fase inicial coletando carbono de diferentes fontes de carboidratos, dependendo da condição fisiológica. Na fase inicial da glicólise, cada unidade de hexose (glicose) é fosforilada duas vezes e depois decomposta, produzindo, consequentemente, duas moléculas de triose fosfato. Essa série de reações consome de 2 a 4 moléculas de ATP por unidade de sacarose, dependendo de a sacarose ser decomposta pela sacarose sintase ou pela invertase. Essas reações também incluem duas das três reações essencialmente irreversíveis da rota glicolítica, as quais são catalisadas pela hexoquinase e pela fosfofrutoquinase (ver Figura 12.3). Como será

visto mais adiante, a reação da fosfofrutoquinase é um dos pontos de controle da glicólise, tanto em plantas quanto em animais. A fase de conservação de energia da glicólise extrai energia utilizável As reações discutidas até agora transferem carbono dos diversos pools de substrato para trioses fosfato. Uma vez formado o gliceraldeído-3-fosfato, a rota glicolítica pode começar a extrair energia utilizável na fase de conservação de energia. A enzima gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase catalisa a oxidação de aldeído a um ácido carboxílico, reduzindo NAD* a NADH. Essa reação desprende energia livre suficiente, permitindo a fosforilação (usando fosfato inorgânico) do gliceraldeído-3-fosfato, para produzir 1,3-bifosfoglicerato. O ácido carboxílico fosforilado no carbono 1 do 1,3-bifosfoglicerato (ver Figura 12.3) tem uma grande variação de energia livre padrão (AG?) de hidrólise (-49,3 k] mol. Assim, o 1,3-bifosfoglicerato é um forte doador de grupos fosfato. Na etapa seguinte da glicólise, catalisada pela fosfoglicerato quinase, o fosfato no carbono 1 é transferido para uma molécula de ADP, produzindo ATP e 3-fosfoglicerato. Para cada sacarose que entra na rota, são gerados quatro ATPs por essa reação — um para cada molécula de 1,3-bifosfoglicerato. Esse tipo de síntese de ATP, tradicionalmente denominada fosforilação em nível de substrato, envolve a transferência direta de um grupo fosfato de uma molécula de substrato para o ADP formando ATP. A síntese de ATP por fosforilação em nível de substrato tem mecanismo distinto da síntese de ATP pelas ATP-sintases envolvidas na fosforilação oxidativa em mitocôndrias (que é descrita mais adiante neste capítulo) ou na fotofosforilação em cloroplastos (ver Capítulo 7). Nas duas reações seguintes, o fosfato do 3-fosfoglicerato é transferido para o carbono 2, e, então, uma molécula de água é removida, produzindo o composto fosfoenolpiruvato (PEP, de phosphoenolpyruvate). O grupo fosfato no PEP tem uma alta AG" de hidrólise (-61,9 k] mol), que faz do PEP um doador de fosfato extremamente adequado para a formação de ATP. Usando PEP como substrato, a enzima piruvato quinase catalisa uma segunda fosforilação em nível de substrato, produzindo ATP e piruvato. Essa etapa final, que é o terceiro passo essencialmente irreversível na glicólise, produz quatro moléculas adicionais de ATP para cada sacarose que ingressa na rota. As plantas têm reações glicolíticas alternativas A degradação glicolítica de açúcares em piruvato ocorre na maioria dos organismos, mas muitos deles podem operar

também uma rota similar na direção oposta. Esse processo, para sintetizar açúcares a partir de ácidos orgânicos, é conhecido como gliconeogênese. A gliconeogênese é particularmente importante em plantas (como a mamona Ricinus communis e o girassol) que armazenam carbono na forma de óleos (triacilgliceróis) nas sementes. Quando a semente germina, o óleo é convertido pela gliconeogênese em sacarose, que é transportada para as células em crescimento na plântula. Na fase inicial da glicólise, a gliconeogênese sobrepõe-se à rota de síntese da sacarose, a partir da triose-fosfato fotossintética descrita no Capítulo 8, que é típica de plantas. Uma vez que a reação glicolítica catalisada pela fosfofrutoquinase dependente de ATP é essencialmente irreversível (ver Figura 12.3), uma enzima adicional, a frutose-1,6-bifosfato fosfatase, converte a frutose-1,6-bifosfato irreversivelmente em frutose-6-fosfato e P, durante a gliconeogênese. A fosfofrutoquinase dependente de ATP e a frutose-1,6

-bifosfato fosfatase representam um importante ponto de controle do fluxo de carbono mediante as rotas glicolítica/ gliconeogênica, tanto em plantas quanto em animais, assim como na síntese de sacarose em plantas (ver Capítulo 8). Em plantas, a interconversão da frutose-6-fosfato e da frutose-1,6-bifosfato torna-se mais complexa devido à presença de uma enzima (citosólica) adicional, uma fosfofrutoquinase dependente de PP, (pirofosfato:frutose-6-fosfato 1-fosfotransferase), a qual catalisa a seguinte reação reversível (ver Figura 12.3): Frutose-6-P + PP, > frutose-1,6-bifosfato + P, em que —P representa fosfato ligado. A fosfofrutoquinase dependente de PP, é encontrada no citosol da maioria dos tecidos vegetais em níveis consideravelmente mais altos do que aqueles da fosfofrutoquinase dependente de ATP. A reação catalisada pela fosfofrutoquinase dependente de PP, é prontamente reversível, mas é improvável que ela opere na síntese de sacarose. A supressão da fosfofrutoquinase dependente de PP, em plantas transgênicas mostrou que ela contribui para a conversão glicolítica de hexoses fosfato a trioses fosfato, porém ela não é essencial para a sobrevivência da planta, indicando que a fosfofrutoquinase dependente de ATP pode assumir sua função. As três enzimas que interconvertem frutose-6-fosfato e frutose-1,6-bifosfato são todas reguladas para corresponder às exigências da planta tanto pela respiração como pela síntese de sacarose e polissacarídeos. Como consequência, a operação de rota glicolítica em plantas tem várias características singulares (ver Ensaio 12.1 na internet). No final do processo glicolítico, as plantas exibem rotas alternativas para metabolizar o PEP. Em uma rota, o PEP é carboxilado pela enzima citosólica de ocorrência generalizada PEP-carboxilase, para formar o ácido orgânico oxalacetato. O oxalacetato é, então, reduzido a malato pela ação da malato desidrogenase, que usa NADH como uma fonte de elétrons (ver Figura 12.3). O malato resultante pode ser armazenado por exportação para o vacúolo ou transportado para a mitocôndria, onde pode ser usado no ciclo do ácido cítrico (discutido mais adiante). Assim, a ação da piruvato quinase e da PEP-carboxilase pode produzir piruvato ou malato para a respiração mitocondrial, se bem que o piruvato predomina na maioria dos tecidos. Na ausência de oxigênio, a fermentação regenera o NAD* necessário para a glicólise A fosforilação oxidativa não funciona na ausência de oxigênio. Portanto, a glicólise não pode continuar

porque o suprimento celular de NAD” é limitado e, uma vez que o NAD' fica aprisionado no estado reduzido (NADH), a gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase chega a um impasse. Para superar essa limitação, as plantas e outros organismos podem prosseguir na metabolização do piruvato, realizando uma ou mais formas de fermentação (ver Figura 12.3). Capítulo 12 * Respiração e Metabolismo de Lipídeos 323 A fermentação alcoólica é comum em plantas, embora mais amplamente conhecida pela levedura de cerveja. Duas enzimas, piruvato descarboxilase e álcool desidrogenase, atuam sobre o piruvato, produzindo, ao final, etanole CO, e oxidando NADH no processo. Na fermentação do ácido láctico (comum em músculo de mamíferos, mas também encontrada em plantas), a enzima lactato desidrogenase utiliza NADH para reduzir piruvato a lactato, regenerando, assim, NAD”. Os tecidos vegetais podem ser submetidos a ambientes com baixas concentrações (hipóxicas) ou zero (anóxicas) de oxigênio. O exemplo mais bem estudado diz respeito a solos inundados ou saturados de água, nos quais a difusão do oxigênio é suficientemente reduzida para os tecidos das raízes se tornarem hipóxicos. Tais condições forçam os tecidos a realizar o metabolismo fermentativo. No milho (Zea mays), a resposta metabólica inicial às baixas concentrações de oxigênio é a fermentação do ácido láctico, mas a resposta subsequente é a fermentação alcoólica. Acredita-se que o etanol seja um produto final menos tóxico da fermentação, pois ele pode se difundir para fora da célula, enquanto o lactato se acumula e promove a acidificação do citosol. Em numerosos outros casos, as plantas ou partes das plantas funcionam sob condições quase anóxicas realizando alguma forma de fermentação. É importante considerar a eficiência da fermentação. Eficiência é definida aqui como a energia conservada sob forma de ATP, em relação à energia potencialmente disponível em uma molécula de sacarose. A variação na energia livre padrão (AG”) para a completa oxidação da sacarose a CO, é de 5.760 k] mol”. A AG” para a síntese de ATP é de 32 k] mol”. No entanto, sob as condições não padronizadas que normalmente ocorrem em células tanto de mamíferos quanto de vegetais, a síntese de ATP requer um acréscimo de energia livre de cerca de 50 kJ mol”. A glicólise normal leva à síntese líquida de quatro moléculas de ATP para cada molécula de sacarose que é convertida em piruvato. Com etanol ou lactato como produto final, a eficiência

da fermentação é apenas de cerca de 4%. A maioria da energia disponível na sacarose permanece no etanol ou no lactato. Alterações na rota glicolítica sob deficiência de oxigênio podem aumentar a produção de ATP. Esse é o caso quando a sacarose é degradada via sacarose sintase em vez de invertase, evitando o consumo de ATP pela hexoquinase na fase inicial da glicólise. Essas modificações enfatizam a importância da eficiência energética para a sobrevivência das plantas na ausência de oxigênio (ver Ensaio 12.1 na internet). Devido à baixa recuperação de energia da fermentação, uma taxa maior de degradação de carboidratos é requerida para sustentar a produção de ATP necessária para a sobrevivência celular. O aumento da taxa glicolítica é denominado efeito Pasteur, em homenagem ao microbiologista francês Louis Pasteur, que foi o primeiro a perceber esse efeito, quando leveduras mudaram da respiração aeróbica para a fermentação. A glicólise é suprarregulada

 (up-regulated) por variações nos níveis de metabólitos e pela indução de genes que codificam as enzimas da glicólise e da fermentação. Genes induzidos por baixas concentrações de oxigênio são regulados pela degradação dependente de oxigênio de fatores reguladores gênicos. Ao contrário dos produtos da fermentação, o piruvato produzido pela glicólise durante a respiração aeróbica é posteriormente oxidado pelas mitocôndrias, resultando em uma utilização muito mais eficiente da energia livre disponível na sacarose. A glicólise vegetal é controlada por seus produtos In vivo, a glicólise parece ser regulada na etapa da fosforilação da frutose-6-fosfato e da reposição do PEP. Diferente dos animais, AMP e ATP não são os principais efetores da fosfofrutoquinase e da piruvato quinase vegetais. Um regulador mais importante da glicólise vegetal é a concentração citosólica de PEP, o qual é um potente inibidor da fosfofrutoquinase dependente de ATP dos vegetais. O efeito inibidor do PEP sobre a fosfofrutoquinase é fortemente diminuído por fosfato inorgânico, fazendo da razão citosólica entre PEP e P, um fator crítico no controle da atividade glicolítica vegetal. A piruvato quinase e a PEP-carboxilase, enzimas que metabolizam o PEP nas últimas etapas da glicólise (ver Figura 12.3), são, por sua vez, sensíveis à inibição por retroalimentação pelos intermediários do ciclo do ácido cítrico e seus derivados, incluindo malato, citrato, 2-oxoglutarato e glutamato. Nas plantas, portanto, o controle da glicólise vem “de baixo para cima” (bottom up) (conforme discutido mais adiante no capítulo), com a regulação primária no nível do metabolismo do PEP pela piruvato quinase e pela PEP-carboxilase. A regulação secundária é exercida pelo PEP na conversão da frutose-6-fosfato em frutose-1,6-bifosfato (ver Figura 12.3). Por outro lado, a regulação em animais opera “de cima para baixo” (top down), com a ativação primária ocorrendo na fosfofrutoquinase e a ativação secundária na piruvato quinase. Um possível benefício do controle “de baixo para cima” da glicólise é que ele permite às plantas regularem o fluxo glicolítico líquido para o piruvato independentemente de processos metabólicos relacionados, como o ciclo de Calvin-Benson e a interconversão sacarose-triose fosfato-amido. Outro benefício desse mecanismo de controle é que a glicólise pode se ajustar à demanda por precursores biossintéticos. Uma consequência do controle “de baixo para cima” da glicólise é

que sua taxa pode influenciar as concentrações celulares de açúcares, em combinação com processos fornecedores de açúcares como o transporte no floema. A glicose e a sacarose são moléculas sinalizadoras potentes que induzem a planta a ajustar seu crescimento e desenvolvimento a seu status de carboidratos. Por exemplo, a hexoquinase não funciona somente como uma enzima glicolítica, mas também como um receptor de glicose, que induz a expressão gênica dependente de açúcar. A presença de mais de uma enzima metabolizando o PEP em células vegetais — piruvato quinase e PEP-carboxilase — pode ter consequências para o controle da glicólise. Embora as duas enzimas sejam inibidas por produtos metabólicos similares, a PEP-carboxilase pode, sob certas condições, catalisar uma reação que desvia da piruvato quinase. O malato resultante pode, então, entrar no ciclo do ácido cítrico mitocondrial. O suporte experimental para múltiplas rotas de metabolismo do PEP vem do estudo de plantas transgênicas de tabaco, com menos de 5% do nível normal de piruvato quinase citosólica em suas folhas. Nessas plantas, nem as taxas de respiração nem as taxas de fotossíntese foliares diferiram daquelas em controles com níveis de piruvato quinase semelhantes aos de plantas selvagens. No entanto, o crescimento reduzido das raízes nas plantas transgênicas indicou que a reação da piruvato quinase não podia ser evitada sem alguns efeitos prejudiciais. A frutose-2,6-bifosfato também afeta a reação da fosfofrutoquinase, mas, diferente do PEP, ela afeta a reação tanto para frente como na direção inversa (ver Capítulo 8 para uma discussão detalhada). Portanto, a frutose-2,6-bifosfato atua na mediação do controle da partição de açúcares entre a respiração e a biossíntese. Outro nível de regulação pode resultar de mudanças na localização das enzimas glicolíticas. Acreditava-se que essas enzimas estavam dissolvidas no citosol; entretanto, atualmente é evidente que, sob alta demanda respiratória, há um pool substancial de enzimas glicolíticas ligado à superfície mitocondrial externa. Essa localização permite o movimento direto dos intermediários de uma enzima para a próxima (chamado de canalização de substrato), que separa a glicólise ligada à mitocôndria da glicólise no citosol. A última pode, então, contribuir com intermediários de carbono para outros processos sem interferir com a produção de piruvato para a respiração. O conhecimento da regulação da glicólise requer o estudo das variações temporais nos níveis de metabólitos. A

extração, a separação e a análise rápidas de vários metabólitos podem ser alcançadas por uma abordagem denominada elaboração de perfil metabólico (ver Ensaio 12.2 na internet). Rota oxidativa das pentoses fosfato Arota glicolítica não é a única disponível para a oxidação de açúcares em células vegetais. A rota oxidativa das pentoses fosfato (também conhecida como desvio das hexoses monofosfato) também pode realizar essa tarefa (Figura 12.4). As reações são realizadas por enzimas solúveis presentes no citosol e em plastídios. Sob a maioria das situações, a rota nos plastídios predomina em relação à rota citosólica. As duas primeiras reações dessa rota envolvem os eventos oxidativos que convertem a molécula de seis carbonos, glicose-6-fosfato, em uma unidade de cinco carbonos, a ribulose-5-fosfato, com perda de uma molécula

Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos A ribulose-5-fosfato é convertida nos intermediários glicolíticos frutose-6-fosfato e gliceraldeído-3-fosfato por uma série de interconversões metabólicas. Essas reações são livremente conversíveis. NADPH é gerado nas duas primeiras reações da rota, onde a glicose-6-fosfato é oxidada a ribulose-5-fosfato. Essas reações são essencialmente irreversíveis. cmo +B) o, H H H RS 5-fosfato / HoNlH Hom Pentose RR Pentose fosfato isomerase meros | FEROR Glicose-6-fosfato É Ea Glicose-6- | | -fosfato- HCOH Es - desidrogenase | | Y HCcoH HOCH | | Geleir HCcoH HcoH HcoH | | n,0-D 1,00) HOCH Ribose-5-fosfato Xilulose-5-fosfato e HcoH Fa A Transcetolase Ra HcoH ES CH,0 +P) If CH,OH 6-Fosfogluconato io ES HCcoH co, AA) HOCH Gluconato-6- cH,0—P) HCOH -fosfato-Gliceraldeído-desidrogenase SS fato HCOH Y CH,0H HcoH Eça cH,0P) Sedo-heptuloseHCOH -1-fosfato A HcoH A Transaldolase cH,0 —P) a Ss Ribulose-5-fosfato CH,OH cHO | | A): (C= =(0) HcoH | | Na » HOCH HCOH Hexose fosfato | isomerase as cH,o—P) HCOH Eritrose-4| -fosfato cH,0—P) Transcetolase Frutose-6-fosfato < Ee CcHO | HCoH | : CH,O —P) Figura 12.4 Reações da rota oxidativa das pentoses fosfato em plantas. As duas pri-Gliceraldeídomeiras reações — que são reações de oxidação — são essencialmente irreversíveis. Elas su- -3-fosfato prem NADPH para o citoplasma e plastídios na ausência de fotossíntese. A parte posterior (a jusante) da rota é reversível (como indicado pelas setas duplas), de modo que ela pode suprir substratos de cinco carbonos para a biossíntese, mesmo quando as reações de oxidação são inibidas, como, por exemplo, nos cloroplastos na luz. 325

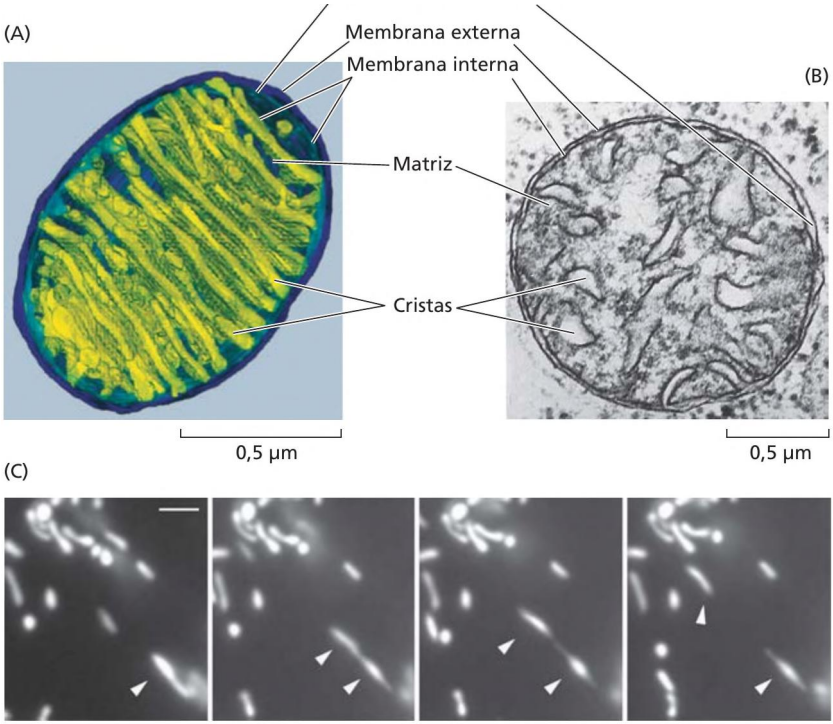
 CO, e a geração de duas moléculas de NADPH (não de NADH). As reações restantes da rota convertem ribulose-5-fosfato nos intermediários glicolíticos, gliceraldeído-3-fosfato e frutose-6-fosfato. Esses produtos podem ser depois metabolizados pela glicólise para produzir piruvato. Alternativamente, glicose-6-fosfato pode ser regenerada a partir do gliceraldeído-3-fosfato e da frutose-6-fosfato por enzimas glicolíticas. Para seis voltas do ciclo, pode-se escrever a reação da seguinte forma: 6 Glicose-6-P + 12 NADP' + 7 H,0 > 5 Glicose-6-P + 6 CO, + P, + 12 NADPH + 12 H* O resultado líquido é a completa oxidação de uma molécula de glicose-6-fosfato a CO, (cinco moléculas são regeneradas) com a síntese concomitante de 12 moléculas de NADPH. Estudos de liberação de CO, de glicose marcada isotopicamente indicam que a rota das pentoses fosfato contribui com 10 a 25% da degradação da glicose, com o resto ocorrendo principalmente via glicólise. Como será visto, a contribuição da rota das pentoses fosfato varia durante o desenvolvimento e com as mudanças nas condições de crescimento, à medida que as exigências da planta por produtos específicos variam. A rota oxidativa das pentoses fosfato produz NADPH e intermediários biossintéticos A rota oxidativa das pentoses-fosfato desempenha diversos papéis no metabolismo vegetal: º Suprimento de NADPH no citosol. O produto das duas etapas oxidativas é NADPH. Esse NADPH dirige as etapas redutoras associadas com reações biossintéticas e defesa ao estresse, além de ser um substrato para reações que removem espécies reativas de oxigênio (EROSs). Como as mitocôndrias vegetais possuem uma NADPH-desidrogenase localizada sobre a superfície externa da membrana interna, o poder redutor gerado pela rota das pentoses fosfato pode ser equilibrado pela oxidação do NADPH mitocondrial. A rota das pentoses fosfato pode, portanto, contribuir também para o metabolismo energético celular; isto é, elétrons do NADPH podem terminar reduzindo O, e gerando ATP por meio da fosforilação oxidativa. * Suprimento de NADPH nos plastídios. Em plastídios não verdes, como os amiloplastos, e em cloroplastos que funcionam no escuro, a rota das pentoses fosfato é a principal fornecedora de NADPH. O NADPH é usado para reações biossintéticas como a biossíntese de lipídeos e a assimilação de nitrogênio. A formação de NADPH pela oxidação da glicose-6-fosfato em amiloplastos pode também sinalizar o status de

açúcares ao sistema tiorredoxina para o controle da síntese de amido. * Suprimento de substratos para processos biossintéticos. Na maioria dos organismos, a rota das pentoses fosfato produz ribose-5-fosfato, um precursor da ribose e da desoxirribose, necessárias na síntese de ácidos nucleicos. Em plantas, no entanto, a ribose parece ser sintetizada por outra rota, ainda desconhecida. Outro intermediário na rota das pentoses fosfato, a eritrose-4-fosfato de quatro carbonos, combina-se com PEP na reação inicial que produz compostos fenólicos, incluindo aminoácidos aromáticos e os precursores de lignina, flavonoides e fitoalexinas (ver Apêndice 4 na internet). Esse papel da rota das pentoses fosfato é sustentado pela observação de que suas enzimas são induzidas por condições de estresse como lesões, nas quais a biossíntese de compostos aromáticos é necessária para reforçar e proteger o tecido. A rota oxidativa das pentoses fosfato é regulada por reações redox Cada etapa enzimática na rota oxidativa das pentoses fosfato é catalisada por um grupo de isozimas que variam em sua abundância e propriedades reguladoras nos órgãos vegetais. A reação inicial da rota, catalisada pela glicose-6-fosfato-desidrogenase, é, em muitos casos, inibida por uma alta razão entre NADPH e NADP". Na luz, ocorre uma baixa operação da rota das pentoses-fosfato nos cloroplastos. A glicose-6-fosfato-desidrogenase é inibida por uma inativação redutora envolvendo o sistema ferredoxina-tiorredoxina (ver Capítulo 8) e pela razão entre NADPH e NADP*. Além disso, os produtos finais da rota, frutose-6-fosfato e gliceraldeído-3-fosfato, estão sendo sintetizados pelo ciclo de Calvin-Benson. Assim, a ação em massa vai governar as reações não oxidativas da rota na direção contrária. Desse modo, a síntese de eritrose-4-fosfato pode ser mantida na luz. Em plastídios não verdes, a glicose-6-fosfato-desidrogenase é menos sensível à inativação por tiorredoxina reduzida e NADPH, podendo, portanto, reduzir NADP* para manter uma elevada redução de componentes do plastídio na ausência de fotossíntese. Ciclo do ácido cítrico Durante o século XIX, os biólogos descobriram que, na ausência de ar, as células produzem etanol ou ácido láctico, enquanto, na presença de ar, as células consomem O, e produzem CO, e H,O. Em 1937, o bioquímico inglês, nascido na Alemanha, Hans A. Krebs, relatou a descoberta do ciclo do ácido cítrico — também chamado de ciclo dos ácidos tricarboxílicos ou ciclo de Krebs. A elucidação do ciclo do ácido cítrico não somente explicou como o piruvato é degradado em CO, e H,O, mas também

salientou o conceito-chave de ciclos em rotas metabólicas. Por essa descoberta, Hans Krebs foi agraciado com o Prêmio Nobel em fisiologia ou medicina em 1955. Como o ciclo do ácido cítrico está localizado na matriz mitocondrial, inicialmente será feita uma descrição geral da estrutura e do funcionamento mitocondriais, conhecimentos obtidos principalmente por meio de experimentos com mitocôndrias isoladas (ver Tópico 12.1 na internet).

Espaço intermembrana Membrana externa Membrana interna Em seguida, serão revisadas as etapas do ciclo do ácido cítrico, enfatizando as características específicas para as plantas e como elas afetam a função respiratória. As mitocôndrias são organelas semiautônomas A degradação da sacarose em piruvato libera menos que 25% da energia total da sacarose; a energia restante é armazenada nas quatro moléculas de piruvato. As duas próximas etapas da respiração (o ciclo do ácido cítrico e a fosforilação oxidativa) ocorrem dentro de uma organela limitada por uma membrana dupla, a mitocôndria. As mitocôndrias vegetais em geral são esféricas ou em forma de bastão e têm de 0,5 a 1,0 pm de diâmetro e até 3 pm de comprimento (Figura 12.5). Como os cloroplastos, as mitocôndrias são organelas semiautônomas, porque contêm ribossomos, RNA e DNA, os quais codificam um número limitado de proteínas mitocondriais. As mitocôndrias vegetais são, portanto, capazes de realizar as várias etapas da síntese proteica e de transmitir suas informações genéticas. O número e os tamanhos de mitocôndrias em uma célula podem variar dinamicamente devido à divisão e à fusão mitocondrial (ver Figura 12.5C e Ensaio 12.3 na internet), enquanto mantêm-se com a divisão celular. Tecidos metabolicamente ativos em geral contêm mais mitocôndrias que tecidos menos ativos, refletindo o papel das mitocôndrias no metabolismo energético. As células-guarda, por exemplo, são extraordinariamente ricas em mitocôndrias. As características ultraestruturais da mitocôndria vegetal são similares àquelas das mitocôndrias em outros or327 Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos Figura 12.5 Estrutura das mitocôndrias de animais e plantas. (A) Imagem de tomografia tridimensional de uma mitocôndria do cérebro de frango, mostrando as invaginações da membrana interna, denominadas cristas, bem como as localizações da matriz e do espaço intermembrana (ver também Figura 12.10). (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de uma mitocôndria em uma célula do mesofilo de fava (Vicia faba). Normalmente, as mitocôndrias individuais têm 1 a 3 um de comprimento em células vegetais, ou seja, elas são substancialmente menores do que o núcleo e os plastídios. (C) Imagens em sequência temporal mostrando uma mitocôndria dividindo-se em uma célula epidérmica de Arabidopsis (pontas de setas). Todas as organelas visíveis são mitocôndrias marcadas com proteína fluorescente verde. As

imagens exibidas foram tomadas em intervalos de 2 s. Barra de escala = 1 um. Ver Ensaio 12.3 na internet para o vídeo completo. (A de Perkins et al., 1997; B de Gunning e Steer, 1996; C cortesia de David C. Logan.) ganismos (ver Figura 12.5A e B). As mitocôndrias vegetais têm duas membranas: uma membrana mitocondrial externa lisa circunda completamente uma membrana mitocondrial interna altamente invaginada. As invaginações da membrana interna são conhecidas como cristas. Como consequência de sua área de superfície significativamente aumentada, a membrana interna pode conter mais de 50% do total de proteína mitocondrial. A região entre as duas membranas mitocondriais é conhecida como espaço intermembrana. O compartimento envolto pela membrana interna é referido como matriz mitocondrial. Ela tem um conteúdo bastante alto de macromoléculas, cerca de 50% em massa. Como há pouca água na matriz, a mobilidade é restringida e é provável que as proteínas da matriz estejam organizadas em complexos multienzimáticos para facilitar a canalização de substratos. As mitocôndrias intactas são osmoticamente ativas, isto é, elas absorvem água e intumescem quando colocadas em um meio hiposmótico. Íons e moléculas polares em geral são incapazes de se difundir livremente através da membrana interna, que funciona como a barreira osmótica. A membrana externa é permeável a solutos que têm massa molecular menor do que cerca de 10.000 Da — isto é, a maioria dos metabólitos celulares e íons, mas não a proteínas. A fração lipídica de ambas as membranas é principalmente formada por fosfolipídeos, 80% dos quais são ou fosfatidilcolina ou fosfatidiletanolamina. Cerca de 15% são difosfatidilglicerol (também chamado de cardiolipina), que ocorre nas células somente na membrana mitocondrial interna.


(A)
Membrana externa
Membrana interna
Matriz
Cristas
0,5 µm
(B)
0,5 µm
(C)

328 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo O piruvato entra na mitocôndria e é oxidado pelo ciclo do ácido cítrico O ciclo do ácido cítrico também é conhecido como ciclo dos ácidos tricarboxílicos devido à importância dos ácidos cítrico (citrato) e isocítrico (isocitrato) como intermediários iniciais (Figura 12.6). Esse ciclo constitui o segundo estágio da respiração e ocorre na matriz mitocondrial. Sua operação requer que o piruvato gerado no citosol durante a glicólise seja transportado pela membrana impermeável interna da mitocôndria através de uma proteína de transporte específica (como será descrito brevemente). Uma vez dentro da matriz mitocondrial, o piruvato é descarboxilado, em uma reação de oxidação catalisada pela piruvato desidrogenase, um grande complexo contendo diversas enzimas. Os produtos são NADH, CO, e acetil-CoA, na qual o grupo acetil derivado do piruvato é ligado por uma ligação tioéster a um cofator, a coenzima A (CoA) (ver Figura 12.6). Na próxima reação, a enzima citrato sintase, formalmente a primeira enzima no ciclo do ácido cítrico, combina Figura 12.6 Ciclo do ácido cítrico em plantas e reações associadas. As reações e as enzimas do ciclo do ácido cítrico são exibidas em conjunto com as reações acessórias da piruvato desidrogenase e da enzima málica. O piruvato é completaA enzima málica pode l (o) ; descarboxilar o malato a qL = E na Piruvato mente oxidado a três moléculas de CO, e, piruvato. Em combinação E E em combinação, a malato desidrogenase com a malato desidrogenase, e a enzima málica possibilitam às mitoisso possibilita à mitocôndria A an l : CoA côndrias vegetais oxidar completamente vegetal oxidar malato a CO». Piruvato desidrogenase o malato. Os elétrons liberados durante essas oxidações são utilizados para reduzir |NADH| Eos quatro moléculas de NAD* a NADH e uma molécula de FAD a FADH.. Enzima Acetil-CoA málica Cb C = —€ co (o) o (o) o Cc á Citrato o i o [NADH| | / sintase w Ho / Malato fe— du A CoA Dec desidrogenase II Se = da H oo Oxalacetato Citrato o (6) . W H / Aconitase o O. 3 | e O ou (0) Malato oFumarase Ve Vá (o) o ao Isoci Sa) E 4 socitrato = —CH—C —C— Nm Za lodo dei iá Ea 2H pon A — CE ç = é Fumarato Ciclo do ácido cítrico OH -o osuccinato desidrogenase Isocitrato desidrogenase A HH 7º Succinato 2-oxoglutarato co, Cc—C— Guaic o o : H HO NS / (c, — CH,—CH,—C—C CoA [RR (6) EATE Succinil-CoA inil- -si (o) Succinil-CoA-sintetase " / H;0 A — €CH,—€CH,—€

2-oxoglutarato desidrogenase Uma molécula de ATP é sintetizada por uma fosforilação em nível do substrato durante a reação catalisada pela succinil-CoA-sintetase.

o grupo acetil da acetil-CoA com um ácido dicarboxílico de quatro carbonos (oxalacetato) para gerar um ácido tricarboxílico de seis carbonos (citrato). O citrato é, então, isomerizado a isocitrato pela enzima aconitase. As duas reações seguintes são descarboxilações oxidativas sucessivas. Cada uma delas produz um NADH e libera uma molécula de CO», gerando um produto de quatro carbonos ligado à CoA, succinil-CoA. Nesse ponto, três moléculas de CO, foram produzidas para cada piruvato que ingressou na mitocôndria, ou 12 CO, para cada molécula de sacarose oxidada. No restante do ciclo do ácido cítrico, succinil-CoA é oxidada a oxalacetato, permitindo a operação continuada do ciclo. Inicialmente a grande quantidade de energia livre disponível na ligação tioéster da succinil-CoA é conservada pela síntese de ATP a partir de ADP e P, via uma fosforilação em nível de substrato catalisada pela succinil-CoA-sintetase. (Lembre que a energia livre disponível na ligação tioéster da acetil-CoA foi usada para formar uma ligação carbono-carbono na etapa catalisada pela citrato sintase.) O succinato resultante é oxidado a fumarato pela succinato desidrogenase, que é a única enzima do ciclo do ácido cítrico associada a membranas e também parte da cadeia de transporte de elétrons. Os elétrons e os prótons removidos do succinato não terminam no NAD*, mas em outro cofator envolvido em reações redox: flavina adenina dinucleotídeo (FAD). A FAD é ligada covalentemente ao sítio ativo da succinato desidrogenase e sofre uma redução reversível com dois elétrons para produzir FADH, (ver Figura 12.2B). Nas duas reações finais do ciclo do ácido cítrico, o fumarato é hidratado para produzir malato, que é subsequentemente oxidado pela malato desidrogenase, para regenerar oxaloacetato e produzir outra molécula de NADH. O oxaloacetato produzido é agora capaz de reagir com outra acetil-CoA e continuar o ciclo. A oxidação em etapas de uma molécula de piruvato na mitocôndria dá origem a três moléculas de CO,, sendo que a maior parte da energia livre desprendida durante essas oxidações é conservada na forma de quatro NADH e um FADH,. Além disso, uma molécula de ATP é produzida por uma fosforilação em nível de substrato. O ciclo do ácido cítrico em plantas tem características singulares As reações do ciclo do ácido cítrico, destacadas na Figura 12.6, não são todas idênticas àquelas realizadas pelas mitocôndrias animais. A etapa catalisada pela

succinil-CoA-sintetase, por exemplo, produz ATP em plantas e GTP em animais. Esses nucleotídeos são equivalentes energeticamente. Uma característica do ciclo do ácido cítrico em plantas, inexistente em muitos outros organismos, é a presença da enzima málica na matriz mitocondrial de vegetais. Essa enzima catalisa a descarboxilação oxidativa do malato: Malato + NAD* > piruvato + CO, + NADH Capítulo 12 * Respiração e Metabolismo de Lipídeos 329 A atividade da enzima málica permite às mitocôndrias vegetais operarem rotas alternativas para o metabolismo do PEP derivado da glicólise (ver Ensaio 12.1 na internet). Conforme já descrito, o malato pode ser sintetizado a partir do PEP no citosol, via enzimas PEP-carboxilase e malato desidrogenase (ver Figura 12.3). Para a degradação, o malato é transportado para a matriz mitocondrial, onde a enzima málica pode oxidá-lo a piruvato. Essa reação torna possível a completa oxidação líquida dos intermediários do ciclo do ácido cítrico como o malato (Figura 12.7A) ou o citrato (Figura 12.7B). Muitos tecidos vegetais, não somente aqueles que realizam o metabolismo ácido das crassuláceas (ver Capítulo 8), armazenam nos seus vacúolos quantidades significativas de malato e de outros ácidos orgânicos. A degradação do malato via enzima málica mitocondrial é importante para regular os níveis de ácidos orgânicos em células — por exemplo, durante o amadurecimento de frutos. Em vez de ser degradado, o malato produzido via PEP-carboxilase pode repor os intermediários do ciclo do ácido cítrico, utilizados na biossíntese. As reações que repõem intermediários em um ciclo metabólico são conhecidas como anapleróticas. Por exemplo, a exportação de 2-oxoglutarato para a assimilação de nitrogênio no cloroplasto provoca uma falta de malato para a reação da citrato-sintase. Esse malato pode ser reposto pela rota da PEP-carboxilase (Figura 12.70). O ácido gama-aminobutírico (GABA, de gamma-aminobutyric acid) é um aminoácido que se acumula em plantas sob condições de vários estresses bióticos e abióticos. O GABA é sintetizado a partir de 2-oxoglutarato e degradado a succinato pelo chamado desvio de GABA, que evita as enzimas do ciclo do ácido cítrico. A relação funcional entre o acúmulo de GABA e o estresse permanece pouco compreendida. Transporte de elétrons mitocondrial e a síntese de ATP O ATP é o carregador de energia utilizado pelas células para impulsionar os processos vitais; assim, a energia química conservada durante o ciclo do ácido cítrico sob a forma de NADH e

FADH, deve ser convertida em ATP para realizar trabalho útil dentro da célula. Esse processo dependente de O,, denominado fosforilação oxidativa, ocorre na membrana mitocondrial interna. Nesta seção, será descrito o processo pelo qual o nível de energia dos elétrons de NADH e FADH, é reduzido de maneira gradual e conservado na forma de um gradiente eletroquímico de prótons através da membrana mitocondrial interna. Embora fundamentalmente similar em todas as células aeróbicas, a cadeia de transporte de elétrons em plantas (e em muitos fungos e protistas) contém múltiplas NAD(P) H-desidrogenases e uma oxidase alternativa, nenhuma das quais é encontrada nas mitocôndrias de mamíferos. Será examinada também a enzima que utiliza a energia do gradiente de prótons para sintetizar ATP: a FF,

330 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo (A) 1 Piruvato 1 Acetil-CoA Enzima málica =“ 1 Oxalacetato 1 Citrato 2 Malato 1 Isocitrato Do citosol: 4 N y 1 Malato ha Pro ” (B) 1 Piruvato . 1 Acetil-CoA Enzima málica Do citosol: 1 Oxalacetato 1 Citrato |+ | 1 Citrato 2 R 2 Isocitrato a es »” (6) 2 PEP PEP- 1 Piruvato - carboxilase Il 1 Acetil-CoA 1 Oxaloacetato 1 Citrato l , 1 Malato 1 Isocitrato À 1 2-Oxoglutarato ! Assimilação do nitrogênio Figura 12.7 A enzima málica e a PEP-carboxilase conferem às plantas flexibilidade metabólica para o metabolismo do PEP e do piruvato. A enzima málica converte malato em piruvato e, assim, possibilita às mitocôndrias vegetais oxidar tanto (A) malato como (B) citrato a CO, sem envolver o piruvato liberado pela glicólise. (C) Com a ação adicional da PEP-carboxilase à rota-padrão, o PEP glicolítico é convertido em 2-oxoglutarato, que é usado para a assimilação de nitrogênio. -ATP-sintase. Depois de examinar os diversos estágios na produção de ATP serão resumidas as etapas de conservação de energia em cada estágio, bem como os mecanismos reguladores que coordenam as diferentes rotas. A cadeia de transporte de elétrons catalisa o fluxo de elétrons do NADH ao O, Para cada molécula de sacarose oxidada pela glicólise e pelo ciclo do ácido cítrico, quatro moléculas de NADH são geradas no citosol e dezesseis moléculas de NADH mais quatro moléculas de FADH, (associadas à succinato-desidrogenase) são geradas na matriz mitocondrial. Esses compostos reduzidos precisam ser reoxidados ou todo o processo respiratório para. A cadeia de transporte de elétrons catalisa uma transferência de dois elétrons do NADH (ou FADH,) ao oxigênio, o aceptor final de elétrons do processo respiratório. Para a oxidação do NADH, a reação pode ser escrita como NADH +H' +40, > NAD' + H,O A partir dos potenciais de redução para o par NADH-NAD' (-320 mV) e o par H,O-% O, (-810 mV), pode ser calculado que a energia livre padrão liberada durante essa reação global (-nFAE?”) é de cerca de 220 kJ por mol de NADH. Como o potencial de redução do succinato fumarato é mais alto (+30 mV), apenas 152 kJ por mol de succinato são liberados. O papel da cadeia de transporte de elétrons é realizar a oxidação do NADH (e FADH,) e, no processo, utilizar parte da energia livre liberada para gerar um gradiente eletroquímico de prótons, Apiyr através da membrana mitocondrial interna. A cadeia de transporte de elétrons de plantas contém o mesmo conjunto de carregadores de elétrons encontrados em

mitocôndrias de outros organismos (Figura 12.8). As proteínas individuais de transporte de elétrons estão organizadas em quatro complexos transmembrana multiproteicos (identificados pelos numerais romanos de I a IV), todos localizados na membrana mitocondrial interna. Três desses complexos estão envolvidos no bombeamento de prótons (L Hle IV). COMPLEXO | (NADH-DESIDROGENASE) Elétrons do NADH gerados pelo ciclo do ácido cítrico na matriz mitocondrial são oxidados pelo complexo I (uma NADH-desidrogenase). Os carregadores de elétrons no complexo I incluem um cofator fortemente ligado (flavina mononucleotídeo, ou FMN, o qual é quimicamente similar a FAD; ver Figura 12.2B), além de vários centros ferro-enxofre. O complexo 1, então, transfere esses elétrons à ubiquinona. Quatro prótons são bombeados da matriz para o espaço intermembrana para cada par de elétrons que passa pelo complexo. A ubiquinona, um pequeno carregador de prótons e elétrons lipossolúvel, está localizada dentro da membrana interna. Ela não está fortemente associada a qualquer

ESPAÇO INTERMEMBRANA NAD(P)H-desidrogenases externas insensíveis à rotenona podem aceitar elétrons diretamente do NADH ou do NADPH produzido no citosol. O) Membrana interna pi o Vl Fumarato Complexo Il Succinato Complexo | desidrogenase NADH-desidrogenase NAD(P)H-desidrogenases internas insensíveis à rotenona existem sobre o lado matricial da membrana. MATRIZ Figura 12.8 Organização da cadeia de transporte de elétrons e síntese de ATP na membrana interna da mitocôndria vegetal. As mitocôndrias de quase todos os eucariotos contêm os quatro complexos proteicos padrão: |, Il, Ill e IV. As estruturas de todos os complexos foram determinadas, mas eles são mostrados aqui como formas simplificadas. A cadeia de transporte de elétrons da proteína e pode se difundir no interior hidrofóbico da bicamada da membrana. COMPLEXO Il (SUCCINATO DESIDROGENASE) A oxidação do succinato no ciclo do ácido cítrico é catalisada por esse complexo, sendo os equivalentes redutores transferidos via FADH, e um grupo de centros ferro-enxofre para a ubiquinona. O complexo II não bombeia prótons. COMPLEXO Ill (COMPLEXO DE CITOCROMOS bc.) O complexo III oxida a ubiquinona reduzida (ubiquinol) e transfere os elétrons via um centro ferro-enxofre, dois citocromos tipo b (bs,s € bse)) € um citocromo c, ligado à membrana para o citocromo c. Quatro prótons por par de elétrons são bombeados para fora da matriz pelo complexo Wl usando um mecanismo chamado de ciclo Q (ver Tópico 12.2 na internet). O citocromo c é uma pequena proteína fracamente presa à superfície externa da membrana interna e serve como um carregador móvel que transfere elétrons entre os complexos HI e IV. O pool de ubiquinona (UQ) difunde-se livremente dentro da membrana interna e serve para transferir elétrons das desidrogenases tanto para o complexo Ill como para a oxidase alternativa. HO complexo Il A oxidase alternativa (AOX) aceita elétrons diretamente da ubiquinona. Capítulo 12 * Respiração e Metabolismo de Lipídeos 331 O citocromo c é uma proteína periférica que transfere elétrons do complexo Ill para o complexo IV. A proteína desacopladora (UCP) transporta H* diretamente através da membrana. Complexo IV À Citocromo c oxidase Complexo citocromo bc1 Complexo V ATP-sintase mitocôndria vegetal contém enzimas adicionais (marcadas em verde) que não bombeiam prótons. Adicionalmente, proteínas desacopladoras desviam diretamente da ATP-sintase, ao

permitir o influxo passivo de prótons. Essa multiplicidade de desvios dá uma maior flexibilidade ao acoplamento energético em plantas; os mamíferos possuem apenas a enzima desacopladora. COMPLEXO IV (CITOCROMO c OXIDASE) O complexo IV contém dois centros de cobre (Cu, e Cup) e os citocromos a e as. Esse complexo é a oxidase terminal e realiza a redução do O, a duas moléculas de H,O com quatro elétrons. Dois prótons são bombeados para cada par de elétrons (ver Figura 12.8). Tanto estrutural quanto funcionalmente, a ubiquinona e o complexo de citocromos bc, são muito similares à plastoquinona e ao complexo de citocromos b,f, respectivamente, na cadeia fotossintética de transporte de elétrons (ver Capítulo 7). A realidade pode ser mais complexa do que a descrição anterior sugere. Os complexos respiratórios vegetais contêm certo número de subunidades específicas às plantas, cujas funções são ainda desconhecidas. Muitos dos complexos contêm subunidades que participam em outras funções que não o transporte de elétrons, como a importação de proteínas. Finalmente, vários dos complexos parecem estar presentes em supercomplexos, em vez de estarem livremente móveis na membrana, embora o significado funcional desses supercomplexos não seja claro.

332 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo A cadeia de transporte de elétrons tem ramificações suplementares Além do conjunto de complexos proteicos já descrito, a cadeia de transporte de elétrons das plantas contém componentes não encontrados em mitocôndrias de mamíferos (ver Figura 12.8 e Tópico 12.3 na internet). Especialmente, NAD(P)H-desidrogenases adicionais e uma assim chamada oxidase alternativa são ligadas à membrana interna. Elas não bombeiam prótons, de modo que a energia liberada da oxidação do NADH não é conservada como ATP, mas, em vez disso, é convertida em calor (Figura 12.9). Essas enzimas, por conseguinte, são frequentemente chamadas de não fosforilativas, diferente dos complexos de bombeamento de prótons 1, Il e IV. e As mitocôndrias vegetais têm duas rotas de oxidação do NADH matricial. O fluxo de elétrons através do complexo I, descrito anteriormente, é sensível à inibição por vários compostos, incluindo a rotenona e a piericidina. Além disso, as mitocôndrias vegetais possuem uma desidrogenase insensível à rotenona, ND, (NADH), sobre a superfície voltada para a matriz da membrana mitocondrial interna. Essa enzima oxida NADH derivado do ciclo do ácido cítrico e pode também ser um desvio utilizado quando o complexo I está sobrecarregado, como será visto em breve. Uma NADPH-desidrogenase, ND, (NADPH), também está presente sobre a superfície matricial, mas muito pouco é conhecido sobre essa enzima. e As NAD(P)H-desidrogenases insensíveis à rotenona, a maior parte dependente de Ca?*, também estão aderidas à superfície externa da membrana interna voltaEspaço intermembrana da para o espaço intermembrana. Elas oxidam tanto NADH como NADPH do citosol. Os elétrons dessas NAD(P)H-desidrogenases externas —- ND, (NADH) e ND. (NADPH) — entram na cadeia de transporte de elétrons principal ao nível do pool de ubiquinona. e Amaioria das plantas, se não todas, tem uma rota respiratória “alternativa” para a oxidação do ubiquinol e a redução de oxigênio. Essa rota envolve a oxidase alternativa, que, diferente da citocromo c oxidase, é insensível à inibição por cianeto, monóxido de carbono e a molécula sinalizadora óxido nítrico (ver Tópico 12.3 na internet e Ensaio 12.4 na internet). O significado fisiológico dessas enzimas suplementares do transporte de elétrons será considerado de maneira mais completa posteriormente neste capítulo. Algumas desidrogenases adicionais da cadeia de transporte

de elétrons presentes na mitocôndria vegetal realizam diretamente importantes conversões de carbono. A prolina desidrogenase oxida o aminoácido prolina. A prolina acumula-se durante o estresse osmótico (ver Capítulo 24), e ela é degradada por essa rota mitocondrial quando o status hídrico retorna ao normal. Uma flavoproteína:quinona oxidorredutase de transferência de elétrons medeia a degradação de vários aminoácidos que são usados pelas plantas como uma reserva, sob condições de fome de carbono induzida pela falta de luz. Por fim, uma galactono-gama-lactona-desidrogenase, específica de plantas, realiza a última etapa na principal rota para a síntese do antioxidante ácido ascórbico (também conhecido como vitamina C). A enzima usa o citocromo c como seu aceptor de elétrons, em competição com a respiração normal. Membrana mitocondrial interna Centro ferro-ferro Matriz NADH + H* NADH-desidrogenase Figura 12.9 Transporte de elétrons não fosforilativo. A NADH-desidrogenase interna insensível à rotenona e a oxidase alternativa são ambas homodímeros, e as reações são desempenhadas por cada um dos monômeros. As enzimas são parcialmente embebidas no folheto interno da membrana interna da mitocôndria. Portanto, a transferência de elétrons entre os pares redox hidrofílicos NADH/ NAD* e H,0/0; e a ubiquinona hidrofóbica (UQH,/UQ), via centros redox internos solitários (single) (FAD ou grupos ferro-ferro), não NAD* Oxidase alternativa pode envolver o bombeamento de prótons; a energia liberada pela reação é em vez disso desprendida como calor. O bombeamento de prótons através da membrana mitocondrial interna requer grandes complexos proteicos transmembrana. (Modelo de NADH-desidrogenase [de levedura de cerveja, Saccharomyces cerevisiae] com base em dados de Iwata et al., 2012; modelo da oxidase alternativa [do parasita da doença do sono, Trypanosoma brucei] com base em dados de Shiba et al., 2013.)

A síntese de trifosfato de adenosina na mitocôndria está acoplada ao transporte de elétrons Na fosforilação oxidativa, a transferência de elétrons para o oxigênio via os complexos I, III e IV é acoplada à síntese de ATP a partir de ADP e P, via a FF ,-ATP-sintase (complexo V). O número de ATPs sintetizados depende da natureza do doador de elétrons. Em experimentos conduzidos em mitocôndrias isoladas, elétrons doados para o complexo 1 (p. ex. gerados pela oxidação do malato) geram razões ADP:O (o número de ATPs sintetizados por dois elétrons transferidos para o oxigênio) de 2,4 a 2,7 (Tabela 12.1). Elétrons doados para o complexo II (do succinato) e para a NADH-desidrogenase externa geram valores na faixa de 1,6 a 1,8, enquanto elétrons doados diretamente à citocromo c oxidase (complexo IV) via carregadores artificiais de elétrons geram valores de 0,8 a 0,9. Resultados como esses (para mitocôndrias tanto vegetais quanto animais) levaram ao conceito geral de que existem três locais de conservação de energia ao longo da cadeia de transporte de elétrons, nos complexos I, Ile IV. As razões ADP:O experimentais aproximam-se bastante dos valores calculados com base no número de H" bombeados pelos complexos 1, III e IV e no custo de 4 H* para sintetizar um ATP (ver próxima seção e Tabela 12.1). Por exemplo, os elétrons de NADH externo passam apenas pelos complexos III e IV, de modo que um total de 6 H" é bombeado, gerando 1,5 ATP (quando não é usada a rota alternativa de oxidase). O mecanismo da síntese mitocondrial de ATP tem como base a hipótese quimiosmótica, descrita no Capítulo 7, que foi inicialmente proposta em 1961 pelo ganhador do prêmio Nobel Peter Mitchell como um mecanismo geral de conservação de energia através de membranas bioTABELA 12.1 Razões ADP:O teóricas e experimentais em mitocôndrias vegetais isoladas Elétrons Razão ADP:O alimentando Teórica" Experimental Complexo | 25) 2,4-2,7 Complexo Il 15 1,6-1,8 NADH-desidrogenase IES 1,6-1,8 externa Complexo IV 1,0 0,8-0,9 *Admite-se que os complexos |, Ill e IV bombeiam 4, 4e 2 H* por 2 elétrons, respectivamente; que o custo de sintetizar 1 ATP e exportá-lo para o citosol é 4 H*; e que as rotas não fosforilativas não estão ativas. bA citocromo c oxidase (complexo IV) bombeia somente 2 prótons. Entretanto, 2 elétrons movem-se da superfície externa da membrana interna (onde os elétrons são doados) através da membrana interna para o lado de dentro, o lado matricial. Como resultado, 2 H* são consumidos no

lado da matriz. Isso significa que o movimento líquido de H* e cargas é equivalente ao movimento de um total de 4 H*, resultando em uma razão ADP:O de 1,0. 333 Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos lógicas. De acordo com a hipótese quimiosmótica, a orientação dos carregadores de elétrons dentro da membrana mitocondrial interna permite a transferência de prótons através da membrana interna durante o fluxo de elétrons (ver Figura 12.8). Como a membrana mitocondrial interna é altamente impermeável a prótons, um gradiente eletroquímico de prótons pode se formar. Como discutido nos Capítulos 6 e 7, a energia livre associada com a formação de um gradiente eletroquímico de prótons (Afiy +, também referida como força motriz de prótons, Ap, quando expressa em unidades de volts) é composta de um componente potencial elétrico transmembrana (AE) e um componente potencial químico (ApH) de acordo com a seguinte equação* aproximada: Ap = AE — 59ApH (a 25ºC) em que ApH = PHhentro o PHiora AE resulta da distribuição assimétrica de uma espécie carregada (H" e outros íons) através da membrana, e ApH é devido à diferença na concentração de H' através da membrana. Como os prótons são translocados da matriz mitocondrial para o espaço intermembrana, o AE resultante através da membrana mitocondrial interna tem um valor negativo. Sob condições normais, o ApH é de cerca de 0,5 e o AE é de cerca de 0,2 V. Como a membrana tem apenas 7 a 8 nm de espessura, esse AE corresponde a um campo elétrico de pelo menos 25 milhões de V/m (ou 10 vezes o campo gerado por um relâmpago durante uma tempestade), enfatizando as enormes forças envolvidas no transporte de elétrons. Como esta equação mostra, ambos AE e ApH contribuem para a força motriz de prótons nas mitocôndrias vegetais, embora o ApH constitua a menor parte, provavelmente devido à grande capacidade de tamponamento tanto do citosol como da matriz, que impede grandes variações de pH. Essa situação contrasta com aquela no cloroplasto, na qual quase toda a força motriz de prótons na membrana tilacoide é devida ao ApH (ver Capítulo 7). O aporte de energia livre exigido para gerar Afiy + provém da energia livre liberada durante o transporte de elétrons. Não está completamente entendido em todos os casos como esse transporte é acoplado à translocação de prótons. Devido à baixa permeabilidade (condutância) da membrana interna a prótons, o gradiente eletroquímico de prótons pode ser utilizado para realizar

trabalho químico (síntese de ATP). O Afi,+ está acoplado à síntese de ATP por um complexo proteico adicional associado com a membrana interna, a F,F,-ATP-sintase. *N. de T. Os subscritos “dentro” e “fora” referem-se à matriz mitocondrial e ao espaço intermembrana, respectivamente.

 A EF,-ATP-sintase (também chamada de complexo V) consiste em dois componentes principais, F, e F, (ver Figura 12.8). F, (subscrito “o” para sensível à oligomicina) é um complexo proteico integral de membrana de pelo menos três polipeptídeos diferentes. Eles formam o canal pelo qual os prótons atravessam a membrana interna. O outro componente, E, é um complexo proteico periférico de membrana, composto de pelo menos cinco subunidades diferentes e contém o sítio catalítico para conversão de ADP e P, em ATP. Esse complexo é ligado ao lado matricial de F,. A passagem de prótons através do canal é acoplada ao ciclo catalítico do componente F, da ATP-sintase, permitindo a síntese continuada de ATP e o uso simultâneo do Afly+. Para cada ATP sintetizado, 3 H* passam pelo componente F,, vindos do espaço intermembrana para a matriz, ao longo de um gradiente eletroquímico de prótons. Uma estrutura de alta resolução para o componente F, da ATP-sintase de mamíferos forneceu evidência para um modelo em que uma parte de F, gira em relação a F, para acoplar o transporte de H” para a síntese de ATP (ver Tópico 12.4 na internet). A estrutura e a função da CF9CF,-ATP-sintase em cloroplastos são similares àquelas da ATP-sintase mitocondrial (ver Capítulo 7). O funcionamento do mecanismo quimiosmótico da síntese de ATP tem várias implicações. Primeiro, o verdadeiro sítio de formação do ATP sobre a membrana mitocondrial interna é a ATP-sintase, e não os complexos 1, II ou IV. Esses complexos servem como sítios de conservação de energia enquanto o transporte de elétrons está acoplado à geração de um Afi,+. A síntese de ATP diminui o Apy e, em consequência, sua restrição sobre os complexos de transporte de elétrons. O transporte de elétrons é, portanto, estimulado por um grande suprimento de ADP. A hipótese quimiosmótica também explica o mecanismo de ação dos desacopladores. Estes constituem uma ampla gama de compostos químicos artificiais, não relacionados (incluindo 2,4-dinitrofenol e p-trifluorometoxicarbonilcianeto fenilidrazona [FCCP]), que diminuem a síntese mitocondrial de ATP, mas que normalmente estimulam a taxa de transporte de elétrons (ver Tópico 12.5 na internet). Todos esses compostos desacopladores tornam a membrana interna permeável a prótons, o que impede o acúmulo de um Afiy+ suficientemente grande para gerar síntese de ATP ou

restringir o transporte de elétrons. Os transportadores trocam substratos e produtos O gradiente eletroquímico de prótons também desempenha um papel no movimento de ácidos orgânicos do ciclo do ácido cítrico e dos substratos e produtos da síntese de ATP, para dentro e para fora das mitocôndrias (Figura 12.10). Embora o ATP seja sintetizado na matriz mitocondrial, a maioria é utilizada fora da mitocôndria, de modo que se torna necessário um mecanismo eficiente para mover ADP para dentro e ATP para fora da organela. O transportador ADP/ATP (adenina nucleotídeo) realiza a permuta ativa de ADP e ATP através da membrana interna. O movimento do ATP" mais negativamente carregado para fora da mitocôndria em troca de ADP* — ou seja, uma carga negativa líquida para fora — é acionado pelo gradiente de potencial elétrico (AE, positivo do lado de fora) gerado pelo bombeamento de prótons. A absorção de fosfato inorgânico (P;) envolve uma proteína de transporte ativo de fosfato que usa o componente de potencial químico (ApH) da força motriz de prótons para acionar a permuta eletroneutra de P/ (para dentro) por OH" (para fora). Desde que um ApH seja mantido através da membrana interna, o conteúdo de P, dentro da matriz permanece alto. Raciocínio similar aplica-se à absorção de piruvato, a qual é acionada pela troca eletroneutra de piruvato por OH", levando à absorção continuada de piruvato do citosol (ver Figura 12.10). O custo energético total de absorção de um fosfato e de um ADP para a matriz e de exportação de um ATP é o movimento de um H" do espaço intermembrana para a matriz: * Mover um OH" para fora em troca de P; é equivalente a um Hº para dentro, de modo que essa permuta eletroneutra consome o ApH, mas não o AE. e Mover uma carga negativa para fora (ADP*" entrando na matriz em troca de ATP" saindo) é o mesmo que mover uma carga positiva para dentro, de modo que esse transporte reduz apenas o AE. Esse próton, que aciona a troca de ATP por ADP e P, deveria ser também incluído no cálculo do custo de síntese de um ATP. Assim, o custo total é de 3 H' usados pela ATP-sintase mais 1 H" para a troca através da membrana, ou um total de 4 H*. A membrana interna também contém transportadores para ácidos dicarboxílicos (malato ou succinato) trocados por P? e para ácidos tricarboxílicos (citrato, aconitato ou isocitrato) trocados por ácidos dicarboxílicos (ver Figura 12.10 e Tópico 12.5 na internet). A respiração aeróbica gera cerca de 60 moléculas de trifosfato de adenosina por molécula de sacarose A oxidação completa de uma molécula de sacarose leva

à formação líquida de: * Oito moléculas de ATP por fosforilação em nível de substrato (quatro durante a glicólise e quatro no ciclo do ácido cítrico). * Quatro moléculas de NADH no citosol. e Dezesseis moléculas de NADH mais quatro moléculas de FADH, (via succinato desidrogenase) na matriz mitocondrial. Com base nos valores teóricos de ADP:O (ver Tabela 12.1), pode-se estimar que 52 moléculas de ATP serão geradas por molécula de sacarose, pela fosforilação oxidativa. A oxidação aeróbica completa da sacarose (incluindo a fosforilação em nível de substrato) resulta em um volume aproximado de 60 ATPs sintetizados por molécula de sacarose (Tabela 12.2).

Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos 335 A absorção de piruvato em troca de um íon hidroxila é mediada pelo transportador de piruvato. Piruvato” CITOSOL pH 7,5 de piruvato Membrana interna /? (5) Espaço Espaço LL MATRIZ Membrana pH 8,0 externa (5) Transportador iclida (O de fosfato Pi a É ad Q eletroneutra - e de P através do transportador de fosfato. E sa de transporte Transportador de elétrons p- de adenina ! nucleotídeo O componente potencial-elétrico (AE) do gradiente de — prótons aciona a troca eletrogênica de ADP do matriz mitocondrial via Baixo [H*] citosol por ATP da Alto transportador de adenina nucleotídeo. ATP4ATP-sintase (complexo V) Transportador de tricarboxilatos O ácido = . “1 tricarboxílico citrato é trocado por um ácido dicarboxílico como o malato ou o Malato?” succinato. Proteína Adnengialivie desacopladora liberada pela dissipação do gradiente de prótons é acoplada à síntese de ATP a partir de ADP e P, via muitos complexos FoF,-ATP-sintase que atravessam a membrana interna. (O) Transportador de dicarboxilato Uma proteína desacopladora ativa (ou desacopladores químicos artificiais) A absorção de ácidos permite o rápido movimento de prótons dicarboxílicos como malato ou através da membrana interna, impedindo succinato em troca de um íon o acúmulo do gradiente eletroquímico fosfato é mediada pelo de prótons e reduzindo a taxa de síntese transportador de dicarboxilato. de ATP, mas não a taxa de transporte de elétrons. Figura 12.10 Transporte transmembrana em mitocôndrias ve- é estabelecido através da membrana mitocondrial interna durangetais. Um gradiente eletroquímico de prótons,A[i, +, consistindo | te o transporte de elétrons. O Afi, + é usado por transportadores em um componente potencial-elétrico (AE, -200 mV, negativo den- específicos que movem metabólitos através da membrana interna. tro) e um componente potencial-químico (ApH, alcalino dentro), — (De Douce, 1985.)

336 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo TABELA 12.2 Produção máxima de ATP citosólico a partir da oxidação completa de sacarose a CO, via glicólise aeróbica e ciclo do ácido cítrico Reação parcial ATP por sacarose" Glicólise 4 fosforilações em nível de substrato 4 4 NADH Axl 5 =6 Ciclo do ácido cítrico 4 fosforilações em nível de substrato 4 4 FADH, alia | i5=16 16 NADH To 215=40 Total 60 Fonte: Adaptada de Brand, 1994. Nota: Admite-se que o NADH citosólico é oxidado pela NADH-desidrogenase externa. Assume-se que outras rotas não fosforilativas (p. ex., a oxidase alternativa) não estão comprometidas. ?Calculado usando os valores teóricos de ADP:O da Tabela 12.1. Usando 50 kJ mol" como a energia livre real de formação de ATP in vivo, verifica-se que cerca de 3.010 kJ mol! de energia livre são conservados na forma de ATP por mol de sacarose oxidada durante a respiração aeróbica. Essa quantidade representa em torno de 52% da energia livre padrão disponível para a oxidação completa da sacarose; o resto é perdido como calor. Ela representa também uma enorme melhoria em relação ao metabolismo fermentativo, no qual apenas 4% de energia disponível na sacarose são convertidos em ATP. Diversas subunidades dos complexos respiratórios são codificadas pelo genoma mitocondrial O sistema genético das mitocôndrias vegetais difere não somente daquele do núcleo e do cloroplasto, mas também daquele encontrado nas mitocôndrias de animais, protistas ou fungos. Mais proeminentemente, os processos envolvendo RNA diferem entre as mitocôndrias vegetais e as mitocôndrias da maioria dos demais organismos (ver Tópico 12.6 na internet). As principais diferenças são encontradas em º Splicing do RNA (p. ex. íntrons especiais estão presentes) * Edição de RNA (na qual a sequência de nucleotídeos é alterada) * Sinais que regulam a estabilidade de RNA e Tradução (as mitocôndrias vegetais usam o código genético universal, enquanto as mitocôndrias em outros eucariotos têm códons desviantes) O tamanho do genoma mitocondrial de plantas varia substancialmente, de 180 a quase 11 mil pares de quilobases (kbp, de kilobase pairs), mesmo entre espécies intimamente relacionadas, sendo sempre maior que o genoma compacto e uniforme de 16 kbp encontrado nas mitocôndrias de mamíferos. As diferenças de tamanho são devidas principalmente à presença de DNA não codificante, incluindo numerosos íntrons, no DNA mitocondrial

(mtDNA) de plantas. O mtDNA de mamíferos codifica somente 13 proteínas, em comparação com as 35 proteínas conhecidas, codificadas pelo mtDNA de Arabidopsis. Tanto as mitocôndrias de vegetais quanto as de mamíferos contêm genes para rRNAs e tRNAs, contudo, mais importante, vários genes nucleares de tRNA são necessários para fornecer o conjunto completo de tRNA. O mtDNA vegetal codifica várias subunidades de complexos respiratórios Ia V, bem como as proteínas que tomam parte na biogênese de citocromos. As subunidades codificadas pelas mitocôndrias são essenciais para a atividade dos complexos respiratórios. Exceto pelas proteínas codificadas pelo mtDNA, todas as proteínas mitocondriais (possivelmente mais de 2 mil) são codificadas pelo DNA nuclear, incluindo todas as proteínas do ciclo do ácido cítrico. Essas proteínas mitocondriais codificadas pelo núcleo são sintetizadas por ribossomas citosólicos e importadas via translocadores das membranas mitocondriais externas e internas. Portanto, a fosforilação oxidativa é dependente da expressão de genes localizados em dois genomas separados, que devem ser coordenados para permitir a síntese de novos complexos respiratórios. Enquanto a expressão de genes nucleares para proteínas mitocondriais é regulada da mesma maneira que outros genes nucleares, pouco se conhece sobre a regulação de genes mitocondriais. Os genes podem ser infrarregulados (down-regulated) por uma redução no número de cópias para o segmento de mtDNA que contém o gene. Além disso, os promotores gênicos no mtDNA são de vários tipos e mostram diferentes atividades de transcrição. Entretanto, a biogênese de complexos respiratórios parece ser controlada por mudanças na expressão das subunidades codificadas pelo núcleo; a coordenação com o genoma mitocondrial se realiza principalmente em nível de pós-tradução. O genoma mitocondrial é especialmente importante para o desenvolvimento polínico. Rearranjos gênicos que ocorrem naturalmente no mtDNA levam à chamada esterilidade masculina citoplasmática (CMS, cytoplasmic male sterility). Essa característica leva ao desenvolvimento anormal do pólen pela indução da morte celular programada prematura (ver Ensaio 12.5 na internet) em plantas de resto não afetadas. As características da CMS são usadas na reprodução de diversas plantas cultivadas para produzir linhagens de sementes híbridas. As plantas têm diversos mecanismos que reduzem a produção de ATP Como visto, uma complexa maquinaria

é necessária para a conservação da energia na fosforilação oxidativa. Por isso, talvez seja surpreendente que as mitocôndrias vegetais tenham várias proteínas funcionais que reduzem essa eficiência (ver Tópico 12.3 na internet). As plantas são, provavelmente, menos limitadas pelo suprimento de energia (luz solar) que por outros fatores no ambiente (p. ex. acesso à

água e a nutrientes). Como consequência, para elas a flexibilidade metabólica pode ser mais importante do que a eficiência energética. Nas próximas subseções, serão discutidos o papel dos três mecanismos não fosforilativos e a possível utilidade deles na vida da planta: a oxidase alternativa, a proteína desacopladora e a NAD(P)H-desidrogenase insensível à rotenona. A OXIDASE ALTERNATIVA A maioria das plantas exibe uma capacidade para respiração resistente ao cianeto, comparável à capacidade da rota da citocromo c oxidase sensível ao cianeto. A captura de oxigênio resistente ao cianeto é catalisada pela oxidase alternativa (ver Figura 12.9 e Tópico 12.3 na internet). Os elétrons saem da cadeia principal de transporte de elétrons para essa rota alternativa no nível do pool de ubiquinona (ver Figura 12.8). A oxidase alternativa, o único componente da rota alternativa, catalisa uma redução com quatro elétrons de oxigênio para água e é inibida especificamente por vários compostos, em especial o ácido salicil-hidroxâmico (SHAM). Quando os elétrons passam à rota alternativa a partir do pool de ubiquinona, dois locais de bombeamento de prótons (nos complexos III e IV) são deixados de lado. Como não existe um local de conservação de energia na rota alternativa entre a ubiquinona e o oxigênio, a energia livre que normalmente seria conservada na forma de ATP é perdida como calor, quando os elétrons são desviados por essa rota. Como um processo que aparentemente desperdiça tanta energia, como a rota alternativa, pode contribuir para o metabolismo vegetal? Um exemplo da utilidade funcional da oxidase alternativa é sua atividade nas chamadas flores termogênicas de várias famílias de plantas — por exemplo, o lírio vodu (Sauromatum guttatum) (ver Ensaio 12.6 na internet). Um pouco antes da polinização, partes da inflorescência exibem uma dramática elevação na taxa de respiração causada por um grande aumento na expressão da oxidase alternativa ou proteína desacopladora (dependendo da espécie). Como resultado, a temperatura da parte superior do apêndice aumenta até 25ºC acima da temperatura ambiente. Durante essa extraordinária explosão de produção de calor, certas aminas, indóis e terpenos são volatilizados e a planta, portanto, exala um odor pútrido que atrai insetos polinizadores. O ácido salicílico foi identificado como o sinal iniciador desse evento termogênico no lírio vodu e, posteriormente, foi descoberto que também está

envolvido na defesa de plantas a patógenos (ver Capítulo 23). Na maioria das plantas, as taxas respiratórias são baixas demais para gerar calor suficiente para aumentar significativamente a temperatura. Quais outros papéis são desempenhados pela rota alternativa? Para responder a essa pergunta, deve-se considerar a regulação da oxidase alternativa. Sua transcrição normalmente é induzida de forma específica, por exemplo, por vários tipos de estresses abióticos e bióticos. A atividade da oxidase alternativa, que funciona como um dímero, é regulada pela oxidação-redu337 Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos ção reversível de uma ponte dissulfeto intermolecular, pelo nível de redução do pool de ubiquinona e pelo piruvato. Os dois primeiros fatores asseguram que a enzima seja mais ativa sob condições redutoras, enquanto o último fator assegura que a enzima tenha elevada atividade quando houver abundância de substrato para o ciclo do ácido cítrico (ver Tópico 12.3 na internet). Se a taxa respiratória exceder a demanda celular por ATP (ie. se os níveis de ADP estão muito baixos), o nível de redução na mitocôndria será alto e a oxidase alternativa será ativada. Portanto, a oxidase alternativa possibilita à mitocôndria ajustar suas taxas relativas de produção de ATP e de síntese de esqueletos de carbono para uso em reações biossintéticas. Outra possível função da rota alternativa está na resposta das plantas a uma diversidade de estresses (deficiência de fosfato, frio, seca, estresse osmótico, e assim por diante), muitos dos quais podem inibir a respiração mitocondrial (ver Capítulo 24). Em resposta ao estresse, a cadeia de transporte de elétrons leva ao aumento na formação de espécies reativas de oxigênio (EROSs): inicialmente superóxido, mas também peróxido de hidrogênio e radical hidroxila, que atuam como um sinal para a ativação da expressão da oxidase alternativa. Por meio da drenagem de elétrons do pool de ubiquinona (ver Figura 12.8), a rota alternativa evita a super-redução, limitando assim a produção de EROs e minimizando os efeitos prejudiciais do estresse sobre a respiração (ver Ensaio 12.7 na internet). A suprarregulação (up-regulation) da oxidase alternativa é um exemplo de regulação retrógrada, na qual a expressão gênica nuclear responde a alterações no status de organelas (Figura 12.11). A PROTEÍNA DESACOPLADORA Uma proteína encontrada na membrana interna das mitocôndrias de mamíferos, a proteína desacopladora, pode aumentar drasticamente a permeabilidade da membrana a prótons e, assim, atuar como um

desacoplador. Como resultado, são gerados menos ATP e mais calor. A produção de calor parece ser uma das principais funções da proteína desacopladora em células de mamíferos. Por muito tempo se pensou que a oxidase alternativa em plantas e a proteína desacopladora em mamíferos fossem simplesmente duas maneiras diferentes de atingir o mesmo objetivo. Houve surpresa, portanto, quando uma proteína similar à proteína desacopladora foi descoberta em mitocôndrias de plantas. Essa proteína é induzida por estresse e estimulada por EROs. Em mutantes silenciados (knockout), a assimilação fotossintética de carbono e o crescimento foram reduzidos coerentemente com a interpretação de que a proteína desacopladora, assim como a oxidase alternativa, funciona para impedir a super-redução da cadeia de transporte de elétrons e a formação de EROs (ver Tópico 12.3 na internet e Ensaio 12.7 na internet). NADH-DESIDROGENASES INSENSÍVEIS À ROTENONA Múltiplas desidrogenases insensíveis à rotenona oxidando NADH ou NADPH são encontradas em mito

338 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo Sistemas de defesa ao estresse A E N Metabolismo de carbono central A [é N Espécies Ácido NADPH/ Prolina ATP/ADP NADH/ Malato/ Citrato/ Glicina/ reativas ascórbico NADP* oxalacetato ' 2-oxoglutarato serina de oxigênio N o | Cadeia de Metabolismo da dase transporte mitocondrial AlETENNE) de elétrons de carbono = W Z7 MIT nas um pequeno panorama geral de algumas características importantes do controle respiratório. O sítio de regulação pós-tradução mais bem caracterizado do metabolismo respiratório mitocondrial é o comE , a dg lexo piruvato desidrogenase, que é fosforilado por uma Figura 12.11 | Interações metabólicas entre a mitocôndria e o cito- Ê P 5 q E sol. A atividade mitocondrial pode influenciar os níveis citosólicos de moléculas redox e energéticas envolvidas na defesa ao estresse e no metabolismo central de carbono (como os processos de crescimento e fotossíntese). Uma distinção exata entre a defesa ao estresse e o metabolismo de carbono não pode ser feita, pois eles têm componentes em comum. As setas indicam influências causadas por mudanças na síntese mitocondrial (p. ex., espécies reativas de oxigênio [EROS], ATP, ou ácido ascórbico) ou degradação (p. ex., NAD[P]H, prolina, ou glicina). A ativação da expressão genes nucleares, mediada por EROs, para a oxidase alternativa é um exemplo de regulação retrógrada. côndrias de plantas (ver Figura 12.9 e Tópico 12.3 na internet). A NADH-desidrogenase interna insensível à rotenona (ND, [NADH]) pode trabalhar como um desvio não bombeador de prótons quando o complexo 1 está sobrecarregado. O complexo I tem uma afinidade mais alta por NADH (K,, dez vezes menor) do que ND, (NADH). Em níveis mais baixos de NADH na matriz, normalmente quando ADP está disponível, o complexo I domina, enquanto, quando o ADP está limitando o processo, os níveis de NADH aumentam e a ND, (NADH) é mais ativa. A ND, (NADH) e a oxidase alternativa provavelmente reciclam o NADH em NAD* para manter a atividade da rota. Uma vez que o poder redutor pode ser transferido da matriz para o citosol pela troca de diferentes ácidos orgânicos, as NADH-desidrogenases externas podem ter funções de desvio semelhantes àquelas da ND, (NADH). Tomadas em conjunto, essas NADH-desidrogenases e as NADPH-desidrogenases provavelmente tornam a respiração das plantas mais flexível e permitem o controle da homeostase redox específica de NADH e NADPH nas

mitocôndrias e no citosol (ver Figura 12.11). O controle da respiração mitocondrial em curto prazo ocorre em diferentes níveis Os substratos para a síntese de ATP — ADP e P, - parecem ser os reguladores-chave em curto prazo das taxas de glicólise no citosol e do ciclo do ácido cítrico e da fosforilação oxidativa nas mitocôndrias. Em todos os três estágios da respiração, há pontos de controle; aqui é apresentado apeproteína quinase reguladora e desfosforilado por uma proteína fosfatase. A piruvato desidrogenase encontra-se inativa no estado fosforilado e a quinase reguladora é inibida pelo piruvato, permitindo a atividade da enzima quando o substrato está disponível (Figura 12.12). A piruvato desidrogenase forma o ponto de entrada do ciclo do ácido cítrico; de modo que essa regulação ajusta a atividade do ciclo à demanda celular. (ADP) PDH +) H,0 Inativa PDH- PDH-quinase -fosfatase Ativa E ATE PDH E) Piruvato + COA + NAD* —» Acetil-CoA + CO, + NADH + H* Efeito sobre a atividade da PDH Mecanismo Ativação Piruvato Inibe a quinase ADP Inibe a quinase Mg?* (ou Mn?+) Estimula a fosfatase Inativação NADH Inibe a PDH Estimula a quinase Acetil-CoA Inibe a PDH Estimula a quinase NH,* Inibe a PDH Estimula a quinase Figura 12.12 Regulação metabólica da atividade da piruvato desidrogenase (PDH), diretamente ou por fosforilação reversível. Os metabólitos do início (a montante, upstream) e do final (a jusante, downstream) regulam a atividade da PDH por ações diretas sobre a própria enzima ou pela regulação de sua proteína quinase ou proteína fosfatase.

Frutose-6-fosfato Frutose-1,6-bifosfato y Fosfoenolpiruvato Piruvato I Acetil-CoA) Oxalacetato Citrato h Ciclo do V ácido Malato cítrico Isocitrato / 2-oxoglutarato Cadeia de transporte de elétrons As tiorredoxinas controlam muitas enzimas pela dimerização redox reversível de resíduos de cisteína (ver Capítulo 8). Numerosas enzimas mitocondriais, representando quase todas as rotas, são potencialmente modificadas por tiorredoxinas. Embora o mecanismo detalhado não tenha sido elucidado ainda, é provável que o status redox mitocondrial exerça um importante controle sobre os processos respiratórios. As oxidações do ciclo do ácido cítrico e, subsequentemente, a respiração são controladas de modo dinâmico pelo nível celular de nucleotídeos de adenina. À medida que a demanda celular por ATP no citosol diminui em relação à taxa de síntese de ATP nas mitocôndrias, menos ADP está disponível, e a cadeia de transporte de elétrons opera em uma taxa reduzida (ver Figura 12.10). Essa redução na atividade poderia ser sinalizada para as enzimas do ciclo do ácido cítrico por uma elevação de NADH na Capítulo 12 * Respiração e Metabolismo de Lipídeos 339 Figura 12.13 Modelo de regulação “de baixo para cima” (bottom-up) da respiração vegetal. Diversos substratos para a respiração (p. ex., ADP) estimulam enzimas nas etapas iniciais das rotas (setas verdes). Em contraste, a acumulação de produtos (p. ex., ATP) inibe as reações a montante (linhas vermelhas) de uma maneira gradativa. Por exemplo, o ATP inibe a cadeia de transporte de elétrons, levando a uma acumulação de NADH. O NADH inibe as enzimas do ciclo do ácido cítrico, como a isocitrato-desidrogenase e a 2-oxoglutarato-desidrogenase. Os intermediários do ciclo do ácido cítrico, como o citrato, inibem enzimas metabolizadoras do PEP no citosol. Por fim, o PEP inibe a conversão de frutose-6-fosfato em frutose-1,6-bifosfato e restringe o fluxo de carbono para a glicólise. Desse modo, a respiração pode ser regulada para cima (up) ou para baixo (down) em resposta a demandas variáveis por qualquer um de seus produtos: ATP e ácidos orgânicos. matriz, que inibe a atividade de várias desidrogenases do ciclo do ácido cítrico. O acúmulo de intermediários do ciclo do ácido cítrico (como o citrato) e de seus derivados (como o glutamato) inibe a ação da piruvato quinase citosólica. Isso aumenta a concentração de PEP citosólico, que, por sua vez, reduz a taxa de conversão da frutose-6-fosfato em frutose-1,6-bifosfato, inibindo, assim, a glicólise. Em resumo, as

taxas respiratórias das plantas são controladas alostericamente “de baixo para cima” pelo nível celular de ADP (Figura 12.13). O ADP regula inicialmente a taxa de transferência de elétrons e a síntese de ATP, que, por sua vez, regula a atividade do ciclo do ácido cítrico, a qual, finalmente, regula as taxas das reações glicolíticas. Esse controle “de baixo para cima” permite que as rotas respiratórias do carbono se ajustem à demanda por unidades estruturais biossintéticas, aumentando assim a flexibilidade respiratória. A respiração é fortemente acoplada a outras rotas A glicólise, a rota oxidativa das pentoses fosfato e o ciclo do ácido cítrico são ligados a várias outras importantes rotas metabólicas, algumas das quais serão tratadas mais detalhadamente no Apêndice 4 na internet. As rotas respiratórias produzem os constituintes fundamentais para a síntese de uma ampla diversidade de metabólitos vegetais, incluindo aminoácidos, lipídeos e compostos relacionados, isoprenoides e porfirinas (Figura 12.14). De fato, boa parte do carbono reduzido que é metabolizado na glicólise e no ciclo do ácido cítrico é desviada para fins biossintéticos, e não oxidada a CO,. As mitocôndrias também estão integradas à rede redox celular. Variações no consumo ou na produção de compostos redox ou transportadores de energia como NAD(P)H e ácidos orgânicos provavelmente irão afetar as rotas metabólicas no citosol e nos plastídios. De importância especial é a síntese do ácido ascórbico, uma molécula central do equilíbrio redox e na defesa ao estresse em plantas, pela cadeia de transporte de elétrons (ver Figura 12.11). As mitocôndrias também realizam etapas na biossíntese de coenzimas necessárias para muitas enzimas metabólicas em outros compartimentos celulares (ver Ensaio 12.8 na internet).

340 Unidadell « Bioquímica e Metabolismo Sacarose À Ácidos Glicólise nucleicos ADP ATP Rota das pentoses fosfato junio Pentose N NADP «-— Nucleotídeos Ácidos graxos cítrico Giberelinas > Oxalacetato Carotenoides 4 Esteróis Citrato Ácido abscísico Rislaio, Isocitrato Proteínas Fumarato 2-oxoglutarato na | Succinato Glutamato Clorofilas | Ficocianinas Outros siso aminoácidos Citocromo Catalase temperatura e suprimento de nutrientes e água (ver Capítulo 24). Pela medição de diferentes isótopos de oxigênio é possível medir in vivo as atividades da oxidase alternativa e da citocromo c oxidase simultaneamente. Portanto, sabemos que uma parte significativa da respiração na maioria dos tecidos se realiza pela rota alternativa "desperdiçadora de energia" (ver Ensaio 12.9 na internet). As taxas respiratórias da planta inteira, em particular quando consideradas com base na matéria fresca, em geral são menores do que as taxas respiratórias encontradas em tecidos animais. Essa diferença é devida, principalmente, à presença nas células vegetais de um grande vacúolo e uma parede celular, nenhum deles contendo mitocôndrias. Entretanto, as taxas respiratórias em alguns tecidos vegetais são tão altas quanto aquelas observadas em tecidos animais respirando ativamente; assim, o processo respiratório em plantas não é inerentemente mais lento do que em animais. Na verdade, mitocôndrias vegetais isoladas respiram tão ou mais rapidamente que mitocôndrias de mamíferos.

A contribuição da respiração para a economia geral de carbono da planta pode ser substancial. Enquanto apenas os tecidos verdes fotossintetizam, todos os tecidos respiram, e fazem isso 24 horas por dia. Mesmo em tecidos fotossinteticamente ativos, a respiração, se integrada ao longo do dia, utiliza uma fração considerável da fotossíntese bruta. Um levantamento de várias espécies herbáceas indicou que 30 a 60% do ganho diário de carbono na fotossíntese são perdidos para a respiração, embora esses valores tendam a diminuir em plantas mais velhas. As árvores respiram uma fração similar de sua produção fotossintética, mas suas perdas respiratórias aumentam com a idade e com a redução da razão entre tecidos fotossintéticos e não fotossintéticos. Em geral, condições de crescimento desfavoráveis aumentarão a respiração em relação à fotossíntese e, assim, reduzirão o rendimento global de carbono da planta. A respiração opera durante a fotossíntese As mitocôndrias estão envolvidas no metabolismo de folhas fotossintetizantes de várias maneiras. A glicina gerada pela fotorrespiração é oxidada à serina na mitocôndria em uma reação que envolve consumo de oxigênio (ver Capítulo 8). Ao mesmo tempo, as mitocôndrias em tecido fotossintético realizam respiração normal (i.e. pela via do ciclo do ácido cítrico). Em relação à taxa máxima de fotossíntese, as taxas de respiração mitocondrial medidas em tecidos verdes na luz são muito menores, em geral por um fator que varia de 6 a 20 vezes. Considerando que as taxas de fotorrespiração geralmente podem alcançar de 20 a 40% da taxa fotossintética bruta, a fotorrespiração diurna é uma fornecedora de NADH para a cadeia respiratória, maior do que as rotas respiratórias normais. A atividade da piruvato desidrogenase, uma das portas de entrada no ciclo do ácido cítrico, decresce na luz a 25% de sua atividade no escuro. Coerentemente, a taxa geral de respiração mitocondrial decresce na luz, mas a magnitude do decréscimo permanece incerta até o momento. É claro, no entanto, que a mitocôndria é um importante fornecedor de ATP ao citosol (p. ex. para desencadear rotas biossintéticas), mesmo em folhas iluminadas. Outro papel das rotas respiratórias durante a fotossíntese é suprir precursores para as reações biossintéticas, como o 2-oxoglutarato necessário à assimilação de nitrogênio (ver Figuras 12.7C e 12.14). A formação de 2-0xoglutarato também produz NADH na matriz, ligando o processo à fosforilação oxidativa

ou a atividades não fosforilativas da cadeia respiratória. Evidência adicional do envolvimento da respiração mitocondrial na fotossíntese foi obtida em estudos com mutantes mitocondriais, deficientes nos complexos respiratórios. Comparadas com o tipo selvagem, essas plantas têm desenvolvimento foliar e fotossíntese mais lentos, porque mudanças nos níveis de metabólitos com atividade redox são comunicadas entre mitocôndrias e cloroplastos, afetando negativamente a função fotossintética. Capítulo 12 * Respiração e Metabolismo de Lipídeos 341 Tecidos e órgãos diferentes respiram com taxas diferentes Considera-se com frequência que a respiração tem dois componentes de magnitude comparável. A respiração de manutenção é necessária para sustentar o funcionamento e a reposição dos tecidos já presentes. A respiração de crescimento fornece a energia utilizada na conversão de açúcares em unidades estruturais que produzem os novos tecidos. Uma regra geral útil é que, quanto maior a atividade metabólica geral de determinado tecido, mais alta é sua taxa respiratória. Gemas em desenvolvimento normalmente mostram taxas de respiração muito altas, e as taxas de respiração de órgãos vegetativos normalmente decrescem a partir do ponto de crescimento (p. ex. o ápice foliar em dicotiledôneas e a base foliar em monocotiledôneas) em direção a regiões mais diferenciadas. Um exemplo bem estudado é a folha de cevada em crescimento. Em órgãos vegetativos maduros, os caules em geral têm as menores taxas de respiração, enquanto a respiração de folhas e raízes varia com a espécie vegetal e com as condições sob as quais as plantas estão se desenvolvendo. Uma baixa disponibilidade de nutrientes, por exemplo, aumenta a demanda de produção de ATP respiratório na raiz. Esse crescimento reflete o aumento dos custos energéticos para a absorção ativa de íons e o crescimento da raiz em busca de nutrientes (ver Tópico 12.7 na internet para uma discussão de como a produtividade agrícola é afetada por mudanças nas taxas respiratórias). Quando um órgão vegetal atinge a maturidade, sua taxa respiratória permanece mais ou menos constante ou diminui vagarosamente à medida que os tecidos envelhecem e finalmente senescem. Uma exceção a esse padrão é um acentuado aumento na respiração, conhecido como climatérico, que acompanha o início do amadurecimento em muitos frutos (abacate, maçã, banana) e a senescência em folhas e flores desprendidas. Durante o amadurecimento de frutos, ocorre a conversão massiva de, por

exemplo, amido (banana) ou ácidos orgânicos (tomate e maçã) em açúcares, acompanhada por um aumento do hormônio etileno (ver Capítulo 21) e da atividade da rota alternativa resistente ao cianeto. Tecidos diferentes podem utilizar diferentes substratos para a respiração. Os açúcares dominam amplamente, mas, em órgãos específicos, outros compostos, como ácidos orgânicos em maçãs ou limões maduros e lipídeos em plântulas de girassol ou canola germinando, podem fornecer o carbono para a respiração. Esses compostos são produzidos com razões entre átomos de carbono e oxigênio diferentes. Portanto, a razão entre o CO, liberado e o O, consumido, a qual é chamada de quociente respiratório, ou QR, varia com o substrato oxidado. Lipídeos, açúcares e ácidos orgânicos representam uma série crescente de OR porque os lipídeos contêm pouco oxigênio por carbono e os ácidos orgânicos contêm muito. A fermentação alcoólica libera CO, sem consumir O,, de modo que, um OR alto é também um indicador de fermentação. Desde que o OR

342 Unidadell «e Bioquímica e Metabolismo pode ser determinado no campo, ele é um importante parâmetro nas análises do metabolismo de carbono em uma larga escala. Os fatores ambientais alteram as taxas respiratórias Diversos fatores ambientais podem alterar a operação de rotas metabólicas e mudar as taxas respiratórias. Aqui, serão examinados os papéis do oxigênio (O,), da temperatura e do dióxido de carbono (CO,) ambientais. OXIGÊNIO O oxigênio pode afetar a respiração vegetal devido a seu papel como substrato no processo respiratório como um todo. A 25ºC, a concentração de equilíbrio do O, em uma solução aquosa saturada de ar (21% O,) é de cerca de 250 pM. O valor do K, para o oxigênio na reação catalisada pela citocromo c oxidase é bem abaixo de 1 pM, de modo que não deveria haver dependência aparente da taxa respiratória em relação às concentrações externas de O,. No entanto, as taxas respiratórias decrescem se a concentração atmosférica de oxigênio fica abaixo de 5% para órgãos inteiros ou abaixo de 2 a 3% para partes de tecidos. Essas observações mostram que o fornecimento de oxigênio pode impor uma limitação à respiração vegetal. O oxigênio difunde-se lentamente em soluções aquosas. Órgãos compactos, como sementes e tubérculos de batata, têm um gradiente apreciável de concentração de O, da superfície para o centro, o que restringe a razão ATP/ ADP. Limitações à difusão são ainda mais significativas em sementes com um tegumento espesso ou em órgãos vegetais submersos em água. Quando as plantas são cultivadas hidroponicamente, as soluções precisam ser aeradas para manter altos níveis de oxigênio nas proximidades das raízes (ver Capítulo 5). O problema do suprimento de oxigênio é particularmente importante em plantas crescendo em solos muito úmidos ou inundados (ver também Capítulo 24). Algumas plantas, em especial as árvores, têm uma distribuição geográfica restrita, devido à necessidade de manutenção de um suprimento de oxigênio para suas raízes. Por exemplo, o corniso (Cornus florida) e a tulipeira (Liriodendron tulipifera) conseguem sobreviver apenas em solos bem drenados e aerados. Por outro lado, muitas espécies vegetais estão adaptadas a crescer em solos inundados. Por exemplo, o arroz e o girassol dependem de uma rede de espaços aéreos intercelulares (denominada aerênquima) que se estende desde as folhas às raízes para fornecer uma rota gasosa contínua para o movimento de

oxigênio às raízes alagadas. Se essa rota de difusão gasosa ao longo da planta não existisse, as taxas de respiração celular de muitas espécies seriam limitadas por um suprimento insuficiente de oxigênio. As limitações no suprimento de oxigênio podem ser mais fortes em árvores com raízes muito profundas e que crescem em solos úmidos. Essas raízes precisam sobreviver com metabolismo anaeróbico (fermentativo) ou desenvolver estruturas que facilitem o movimento de oxigênio até as raízes. Exemplos dessas estruturas são projeções de raízes, denominadas pneumatóforos, que se projetam para fora da água e proporcionam uma rota gasosa para a difusão do oxigênio para dentro das raízes. Os pneumatóforos são encontrados em Avicennia e Rhizophora, representantes arbóreas que crescem em mangues sob condições de inundação contínua. TEMPERATURA A respiração funciona em uma ampla faixa de temperaturas (ver Ensaios 12.6 e 12.9 na internet). Ela normalmente aumenta com as temperaturas entre 0 e 30ºC e atinge um platô entre 40 e 50ºC. Em temperaturas maiores, ela diminui novamente devido à inativação da maquinaria respiratória. O aumento na taxa respiratória para cada aumento de 10ºC na temperatura comumente é chamado de coeficiente de temperatura, Q,o. Esse coeficiente descreve como a respiração responde às mudanças de curto prazo na temperatura e varia com o desenvolvimento da planta e com fatores externos. Em uma escala de tempo mais longa, as plantas aclimatam-se às baixas temperaturas aumentando sua capacidade respiratória, de modo que a produção de ATP possa ser continuada. As temperaturas baixas são utilizadas para retardar a respiração pós-colheita durante a estocagem de frutos e verduras, mas essas temperaturas devem ser ajustadas com cuidado. Por exemplo, quando tubérculos de batata são armazenados a temperaturas superiores a 10ºC, a respiração e as atividades metabólicas ancilares são suficientes para permitir brotação. Abaixo de 5ºC, as taxas respiratórias e a brotação são reduzidas, mas a degradação do amido armazenado e sua conversão em sacarose conferem uma doçura indesejável aos tubérculos. Por isso, batatas são mais bem armazenadas entre 7 e 9ºC, o que impede a decomposição do amido enquanto minimiza a respiração e a germinação* (ver também Ensaio 12.4 na internet). DIÓXIDO DE CARBONO É uma prática comum na estocagem comercial de frutos aproveitar-se dos efeitos da concentração de oxigênio e da temperatura na respiração armazenando-o a baixas temperaturas,

sob concentrações de 2 a 3% de O, e 3 a 5% de CO,. A temperatura reduzida baixa a taxa respiratória, da mesma maneira que o nível reduzido de O,. Níveis baixos de oxigênio, em vez de condições anóxicas, são usados para impedir que as tensões de oxigênio nos tecidos baixem ao ponto no qual o metabolismo fermentativo seja estimulado. O dióxido de carbono tem um efeito inibidor direto limitado sobre a respiração em concentrações artificiais altas de 3 a 5%. A concentração atmosférica de CO, atualmente (2014) é de cerca de 400 ppm, mas está aumentando como resultado das atividades humanas, e está projetado um aumento para 700 ppm antes do final do século XXI (ver Capítulo 9). O fluxo de CO, entre as plantas e a atmosfera pela fotossíntese e a respiração é muito maior que o fluxo de CO, para a atmosfera causado pela queima de combustíveis fósseis. Portanto, os efeitos de concentrações elevadas de CO, na respiração vegetal influenciarão fortemente as *N. de T. Os autores referem-se novamente à brotação dos tubérculos.

Figura 12.15 Características estruturais de triacilgliceróis e glicerolipídeos polares em vegef í CH,0H nhj6 (0) =(€ (di — Ch Infe = = (0) =—=1€ | Lo os; CHOH (E, = (0) =(€ = = (Ar — Cah HE=0:=]€ | | f | CH>50H Inhje (0) = (Cb) Cr InbÃe (0) = =) Glicerol Triacilglicerol (o principal lipídeo armazenado) X=H Diacilglicerol (DAG) X=HPO; Ácido fosfatídico + X=PO;" — CH; — CH; — N(CH5)3 Fosfatidilcolina X=PO; — CH;— CH;— NH, X = galactose Galactolipídeos futuras mudanças climáticas globais. Estudos de laboratório têm mostrado que 700 ppm de CO, não inibem diretamente a respiração vegetal, mas medições em ecossistemas inteiros indicam que a respiração por unidade de biomassa pode diminuir com o aumento nas concentrações de CO,. O mecanismo por trás desse último efeito ainda não está claro, e hoje não é possível prever integralmente a importância potencial das plantas como um dreno para o CO, antropogênico. Metabolismo de lipídeos Enquanto os animais utilizam as gorduras para a armazenagem de energia, as plantas as utilizam para armazenar tanto energia como carbono. Gorduras e óleos são formas importantes de armazenagem de carbono reduzido em muitas sementes, incluindo aquelas de espécies agronomicamente importantes, como soja, girassol, canola, amendoim e algodão. Os óleos têm uma grande função de armazenagem em muitas plantas não domesticadas que produzem sementes pequenas. Alguns frutos, como abacates e azeitonas, também armazenam gorduras e óleos. Na parte final deste capítulo, é descrita a biossíntese de dois tipos de glicerolipídeos: os triacilgliceróis (as gorduras e os óleos estocados em sementes) e os glicerolipídeos polares (que formam as bicamadas lipídicas das membranas celulares) (Figura 12.15). Será visto que a biossíntese de triacilgliceróis e de glicerolipídeos polares requer a cooperação de duas organelas: os plastídios e o retículo endoplasmático. Será examinado também o processo complexo pelo qual as sementes em germinação obtêm esqueletos de carbono e energia metabólica a partir da oxidação de gorduras e óleos. Gorduras e óleos armazenam grandes quantidades de energia As gorduras e os óleos pertencem à classe geral dos lipídeos, um grupo estruturalmente diverso de compostos hidrofóbicos, solúveis em solventes orgânicos e altamente insolúveis em água. Os lipídeos representam uma forma Fosfatidiletanolamina (CH5)p — CH3 tais

superiores. Os comprimentos das cadeias de carbono dos ácidos graxos, as quais sempre têm (Ch) ChS um número par de carbonos, variam de 12 a 20, mas são, em geral, de 16 ou 18. Assim, o valor de n normalmente é 14 ou 16. Glicerolipídeo polar de carbono mais reduzida que os carboidratos, de modo que a oxidação completa de 1 g de gordura ou óleo (que contém cerca de 40 kJ de energia) pode produzir consideravelmente mais ATP que a oxidação de 1 g de amido (cerca de 15,9 kJ). Por outro lado, a biossíntese de lipídeos requer um investimento correspondentemente grande de energia metabólica. Outros lipídeos são importantes para a estrutura e o funcionamento das plantas, mas não são utilizados para armazenagem de energia. Esses lipídeos abrangem os fosfolipídeos e os galactolipídeos que constituem as membranas vegetais, bem como os esfingolipídeos, que são também importantes componentes das membranas; as ceras, que compõem a cutícula protetora que reduz a perda de água de tecidos vegetais expostos, e os terpenoides (também conhecidos como isoprenoides), que incluem os carotenoides envolvidos na fotossíntese e os esteróis presentes em muitas membranas vegetais. Os triacilgliceróis são armazenados em corpos lipídicos As gorduras e os óleos existem principalmente na forma de triacilgliceróis (acil refere-se à porção de ácido graxo), nos quais as moléculas de ácidos graxos são unidas por ligações ésteres aos três grupos hidroxila do glicerol (ver Figura 12.15). Os ácidos graxos em plantas normalmente são ácidos carboxílicos de cadeia reta com um número par de átomos de carbono. As cadeias de carbono podem ser curtas (12 unidades) ou longas (30 ou mais), porém mais comumente têm 16 ou 18 carbonos de extensão. Os óleos são líquidos à temperatura ambiente, principalmente devido à presença de ligações duplas carbono-carbono (insaturação) em seus ácidos graxos componentes; as gorduras, que têm uma maior proporção de ácidos graxos saturados, são sólidas à temperatura ambiente. Os principais ácidos graxos nos lipídeos vegetais são mostrados na Tabela 12.3. As proporções de ácidos graxos nos lipídeos vegetais variam com as espécies vegetais. Por exemplo, o óleo de amendoim é 9% ácido palmítico, 59% ácido oleico e 21% ácido linoleico, enquanto o óleo de semente de algodão é 25% ácido palmítico, 15% ácido oleico e 55% ácido linoleico. A biossíntese desses ácidos graxos será discutida brevemente. Na maioria das sementes, os triacilgliceróis são armazenados no citoplasma das células do cotilédone ou

 TABELA 12.3 Ácidos graxos comuns em tecidos de vegetais superiores Nome” Estrutura Ácidos graxos saturados Ácido láurico (12:0) CH(CH)),0CO,H Ácido mirístico (14:0) CH(CH,),)CO,H Ácido palmítico (16:0) CHCH5)4CO,H Ácido esteárico (18:0) CHs(CH,) eCO,H Ácidos graxos insaturados Ácido oleico (18:1) CH(CH;),CH = CH(CH)),CO,H Ácido linoleico (18:2) CHs(CH),CH = CH—CH,—CH = CH(CH),CO,H Ácido linolênico (18:3) cHjchjch = ch-Ch-Ch = Ch--ch;-—CH = cH- = (cH),com Cada ácido graxo tem uma abreviatura numérica. O número antes dos dois pontos representa o número total de carbonos; o número depois dos dois pontos é o número de ligações duplas. endosperma, em organelas conhecidas como corpos lipídicos (também denominadas esferossomos ou oleossomos) (ver Capítulo 1). A membrana dos corpos lipídicos é uma camada única de fosfolipídeos (i.e. uma meia bicamada) com as extremidades hidrofílicas dos fosfolipídeos expostas ao citosol e as cadeias hidrofóbicas de hidrocarbonetos acil voltadas para o interior de triacilglicerol (ver Capítulo 1). O corpo lipídico é estabilizado pela presença de proteínas específicas, denominadas oleosinas, que cobrem sua superfície externa e impedem que os fosfolipídeos de corpos lipídicos adjacentes entrem em contato e se fusionem uns aos outros. A estrutura singular da membrana de corpos lipídicos resulta do padrão de biossíntese dos triacilgliceróis. A biossíntese de triacilgliceróis é completada por enzimas localizadas nas membranas do retículo endoplasmático (RE), acumulando-se as gorduras resultantes entre duas monocamadas da bicamada da membrana do RE. A bicamada intumesce e separa-se à medida que mais gorduras são adicionadas à estrutura em crescimento e, por fim, um corpo lipídico maduro desprende-se do RE. Os glicerolipídeos polares são os principais lipídeos estruturais nas membranas Conforme descrito no Capítulo 1, cada membrana na célula é uma bicamada de moléculas anfipáticas (i.e. tendo tanto regiões hidrofílicas quanto hidrofóbicas) de lipídeos, nas quais um grupo da cabeça polar interage com o ambiente aquoso, enquanto as cadeias hidrofóbicas de ácidos graxos formam o núcleo da membrana. Esse núcleo hidrofóbico impede a difusão aleatória de solutos entre os compartimentos celulares e, desse modo, permite que a bioquímica da célula seja organizada. Os principais lipídeos

estruturais nas membranas são os glicerolipídeos polares (ver Figura 12.15), nos quais a porção hidrofóbica consiste em duas cadeias de ácidos graxos de 16 ou 18 carbonos esterificadas nas posições 1 e 2 de uma estrutura de glicerol. O grupo terminal polar está ligado à posição 3 do glicerol. Existem duas categorias de glicerolipídeos polares: 1. Gliceroglicolipídeos, nos quais os açúcares formam o grupo da cabeça (Figura 12.164). 2. Glicerofosfolipídeos, nos quais o grupo da cabeça contém fosfato (Figura 12.16B). As membranas vegetais possuem lipídeos estruturais adicionais, incluindo esfingolipídeos e esteróis (ver Capítulo 15), mas esses são componentes menores. Outros lipídeos desempenham papéis específicos na fotossíntese e em outros processos. Nesse grupo, incluem-se clorofilas, plastoquinona, carotenoides e tocoferóis, que juntos contabilizam um terço dos lipídeos das folhas. A Figura 12.16 mostra as nove classes principais de glicerolipídeos nas plantas, cada uma delas associada a várias combinações diferentes de ácidos graxos. As estruturas mostradas na Figura 12.16 ilustram algumas das espécies moleculares mais comuns. As membranas dos cloroplastos, que representam 70% dos lipídeos de membrana em tecidos fotossintéticos, são dominadas por gliceroglicolipídeos; outras membranas da célula contêm glicerofosfolipídeos (Tabela 12.4). Em tecidos não fotossintéticos, os glicerofosfolipídeos são os principais glicerolipídeos de membrana. A biossíntese de ácidos graxos consiste em ciclos de adição de dois carbonos A biossíntese de ácidos graxos envolve a condensação cíclica de unidades de dois carbonos derivadas da acetil-CoA. Em plantas, os ácidos graxos são sintetizados principalmente nos plastídios, enquanto em animais eles são sintetizados principalmente no citosol. Acredita-se que as enzimas da rota biossintética são mantidas juntas em um complexo que é coletivamente conhecido como ácido graxo sintase. O complexo provavelmente permite que a série de reações ocorra de maneira mais eficiente do que ocorreria se as enzimas fossem fi

(A) Gliceroglicolipídeos (o) Monogalactosildiacilglicerol HO (18:3]16:3) oH CH,SO; 0oos id - 04 NINO oH o oH Sulfolipídeo (sulfoquinovosildiacilglicerol) (18:3 | 16:0) (B) Glicerofosfolipídeos o (6) | (6) -oH O CH,0H Fosfatidilglicerol (18:3 | 16:0) o + | HN— C—C—O—p—O H H] A (0) — O SE (0) mA A A (0) Fosfatidiletanolamina (16:0]18:2) Coo- O+. | HN—C—Cc—o—p — O H H, II EA (o) 0) Ea Fosfatidilserina (16:01 18:2) Figura 12.16 Principais classes de glicerolipídeos polares encontrados em membranas vegetais: (A) gliceroglicolipídeos e um esfingolipídeo e (B) glicerofosfolipídeos. Dois de pelo menos seis ácidos graxos diferentes podem ser ligados à estrutura básica de glicerol. Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos 345 e, OH Glicosilceramida oH CH,OH oH-— O OH » Digalactosildiacilglicerol (o (16:0|18:3) oH 0W/—O, 0> oH O) o ea e OA A (0) H3€ N+ HC, H tc? Pr 4º P Hº / H Pá “ol A RS = o RR AS A (0) Fosfatidilcolina (16:0/18:3) Ni C—cC H |/0m ANZ a OH H H No Lo-e—o Ho] II A OH fo) o = (0) DA AAA (0) Fosfatidilinositol (16:01 18:2) Difosfatidilglicerol (cardiolipina) (18:2]18:2; 18:2 | 18:2) Uma das espécies moleculares mais comuns é mostrada para cada classe de lipídeos. Os números abaixo de cada nome se referem ao número de carbonos (número antes dos dois-pontos) e ao número de ligações duplas (número após os dois-pontos).

 TABELA 12.4 Componentes glicerolipídicos das membranas celulares Composição lipídica (porcentagem do total) Retículo Lipídeo Cloroplasto endoplasmático Mitocôndria Fosfatidilcolina 4 47 43 Fosfatidiletanolamina =— 34 35 Fosfatidilinositol 1 7/ 6 Fosfatidilglicero! 7% 2) 3 Difosfatidilglicerol =— = 13 Monogalactosildiacilglicerol 55) = = Digalactosildiacilglicero! 24 — — Sulfolipídeo 8 — = sicamente separadas entre si. Além disso, as cadeias acil em crescimento são ligadas de maneira covalente a uma proteína acídica de baixo peso molecular, denominada proteína carregadora de acil (ACP, acyl carrier protein). Quando conjugada à proteína carregadora acil, uma cadeia acil é chamada de acil-ACP. A primeira etapa comprometida com a rota (i.e. a primeira etapa específica à síntese de ácidos graxos) é a síntese de malonil-CoA a partir de acetil-CoA e CO, pela enzima acetil-CoA-carboxilase (Figura 12.17). A estreita regulação da acetil-CoA-carboxilase parece controlar a taxa global de síntese de ácidos graxos. A malonil-Coa, então, reage com ACP, gerando malonil-ACP nas quatro etapas seguintes: 1. No primeiro ciclo da síntese de ácidos graxos, o grupo acetato da acetil-CoA é transferido para uma cisteína específica da enzima condensadora (3-cetoacil-ACP-sintase) e, depois, combinado com malonil-ACP para formar acetoacetil-ACP. 2. A seguir, o grupo ceto no carbono 3 é removido (reduzido) pela ação de três enzimas, para formar uma nova cadeia acil (butiril-ACP), que tem agora quatro carbonos de comprimento (ver Figura 12.17). 3. O ácido graxo de quatro carbonos e outra molécula de malonil-ACP se tornam, então, os novos substratos para a enzima condensadora, resultando na adição de outra unidade de dois carbonos à cadeia em crescimento. O ciclo continua até que 16 ou 18 carbonos tenham sido adicionados. 4. Alguns 16:0-ACP são liberados da maquinaria da ácido graxo-sintase, mas a maioria das moléculas que são alongadas para 18:0-ACP é, de maneira eficiente, convertida em 18:1-ACP por uma enzima dessaturase. Portanto, 16:0-ACP e 18:0-ACP são os principais produtos da síntese de ácidos graxos em plastídios (Figura 12.18). Os ácidos graxos podem ser submetidos a modificações subsequentes após serem ligados ao glicerol para formar glicerolipídeos. Ligações duplas adicionais são inseridas nos ácidos graxos 16:0 e 18:1 por uma série de isoenzimas dessaturases. Isozimas dessaturases são proteínas integrais de

membrana encontradas em cloroplastos e no RE. Cada dessaturase insere uma ligação dupla em uma posição específica na cadeia de ácido graxo, e as enzimas atuam sequencialmente para formar os produtos finais 18:3 e 16:3. Os glicerolipídeos são sintetizados nos plastídios e no retículo endoplasmático Os ácidos graxos sintetizados nos cloroplastos são em seguida utilizados para compor os glicerolipídeos das membranas e dos corpos lipídicos. As primeiras etapas na síntese de glicerolipídeos são duas reações de acilação que transferem ácidos graxos da acil-ACP ou acil-CoA para o glicerol-3-fosfato, formando ácido fosfatídico. A ação de uma fosfatase específica produz diacilglicerol (DAG) a partir do ácido fosfatídico. O ácido fosfatídico também pode ser convertido diretamente em fosfatidilinositol ou fosfatidilglicerol; DAG pode originar fosfatidiletanolamina ou fosfatidilcolina (ver Figura 12.18). A localização das enzimas de síntese de glicerolipídeos revela uma interação complexa e altamente regulada entre o cloroplasto, onde os ácidos graxos são sintetizados, e outros sistemas de membranas da célula. Em termos simples, a bioquímica abrange duas rotas conhecidas como rota procariótica (ou cloroplastídica) e rota eucariótica (ou de RE): 1. Nos cloroplastos, a rota procariótica utiliza os produtos 16:0-ACP e 18:1-ACP da síntese de ácidos graxos no cloroplasto para sintetizar ácido fosfatídico e seus derivados. Alternativamente, os ácidos graxos podem ser exportados ao citoplasma como ésteres de CoA. 2. No citoplasma, a rota eucariótica utiliza um conjunto separado de aciltransferases no RE, para incorporar os ácidos graxos no ácido fosfatídico e seus derivados. Uma versão simplificada desse modelo de duas rotas está representada na Figura 12.18.

347 Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos [o I CH;— C— SCoA 1. Esta é a primeira etapa comprometida com a rota biossintética de ácidos graxos. (ADD + EOOGa = Ch Ce C0A 2. O grupo malonil é transferido para a proteína carregadora de acil (ACP). 5. O segundo ciclo de síntese de ácidos graxos inicia aqui. EA = Di Ds A Figura 12.17 Ciclo da síntese de ácidos graxos em plastíAcetil-CoA ; ; ; dios de células vegetais. co, Acetil-CoA-carboxilase (o) (o) Malonil-CoA 3. O primeiro ciclo de síntese de ácidos graxos inicia aqui. ç Enzima Eiinsde -00C— CH,— C— SACP condensadora descarbontação Malonil-ACP Etapa de co; descarboxilação ACP Ácido graxo finalizado €-+ 7. A ACP é removida do ácido graxo finalizado em uma reação de Enzima condensadora [o | o I CH, Co CH, JC ISAcr (Continua em direção à cadeia de 16 a 18 carbonos de comprimento) 1 I 1 / Td / Ed Acetoacetil-ACP 6. O ciclo continua múltiplas vezes adicionando unidades transferase. Anil (di —>€ = SAd? Me de acetato (2 carbonos) Butiril-ACP > do malonil-ACP. (acil-ACP) 2 [NaDP +] 4. O grupo ceto no carbono 3 é removido em três etapas. P Cloroplasto N (8 Retículo endoplasmático BD. (rota procariótica) (rota eucariótica) Ácido graxo sintase 1a Dec 9 á 18:1-ACP 18:1-CoA |. Acido Fosfatidili18:0-ACP-dessaturase fara sia E (PA) — Figura 12.18 As duas rotas de Fosfatidil- E l e e e glicerol síntese de glicerolipídeos no cloroFosfatidilglicerol < RA (PA) Il plasto e no retículo endoplasmático Digalactosildia- sisal o Fosfatidileta- de células foliares de Arabidopsis. cilglicerol (DAG) > nolamina Os principais componentes de membrana são mostrados nas caixas de | texto. A glicerolipídeo dessaturase Monogalacio- al no cloroplasto e as enzimas no resildiacilglicerol Diacilglicerol Fosfatidilcolina tículo endoplasmático convertem os (DAG) ácidos graxos 16:0 e 18:1 em ácidos A Ne Sulfolipídeo graxos mais altamente insaturados, mostrados na Figura 12.16.

 Em algumas plantas superiores, incluindo Arabidopsis e espinafre, as duas rotas contribuem quase igualmente para a síntese de lipídeos dos cloroplastos. Em muitas outras angiospermas, no entanto, o fosfatidilglicerol é o único produto da rota procariótica, e os demais lipídeos do cloroplasto são sintetizados inteiramente pela rota eucariótica. A bioquímica da síntese de triacilglicerol em sementes oleaginosas em geral é a mesma descrita para glicerolipídeos: 16:0-ACP e 18:1-ACP são sintetizados nos plastídios e exportados como tioésteres de CoA, para incorporação no DAG no RE (ver Figura 12.18). As enzimas-chave no metabolismo de sementes oleaginosas (não mostradas na Figura 12.18) são acil-CoA:DAG-aciltransferase e PC:DAG-aciltransferase, que catalisam a síntese de triacilglicerol. Conforme observado anteriormente, moléculas de triacilglicerol acumulam-se em estruturas subcelulares especializadas — os corpos lipídicos — a partir das quais elas podem ser mobilizadas durante a germinação e convertidas em açúcares. A composição lipídica influencia a função da membrana Uma questão central na biologia de membranas é a razão funcional por trás da diversidade de lipídeos. Cada sistema de membranas da célula tem um complemento característico e distinto de tipos de lipídeos; dentro de uma única membrana, cada classe de lipídeos tem uma composição distinta de ácidos graxos (ver Tabela 12.4). Uma visão simplificada de uma membrana é aquela na qual os lipídeos constituem a bicamada fluída semipermeável, que é a matriz para as proteínas funcionais de membrana. Uma vez que essa função genérica dos lipídeos poderia ser preenchida por uma única espécie insaturada de fosfatidilcolina, esse modelo simples é obviamente insatisfatório. Por que é necessária a diversidade de lipídeos? Um aspecto da biologia de membranas que pode responder a essa pergunta central é a relação entre a composição lipídica e a capacidade dos organismos de se ajustarem às mudanças de temperatura. Por exemplo, plantas sensíveis ao frio experimentam reduções bruscas na taxa de crescimento e no desenvolvimento a temperaturas entre O e 12ºC (ver Capítulo 24). Muitas culturas economicamente importantes, como algodão, soja, milho, arroz e inúmeras frutíferas tropicais e subtropicais, são classificadas como sensíveis ao frio. Por outro lado, a maioria das plantas oriundas de regiões temperadas é capaz de crescer e se desenvolver em temperaturas baixas, e elas

são classificadas como resistentes ao frio. Devido ao decréscimo na fluidez lipídica em temperaturas mais baixas, tem sido sugerido que o evento primário de dano por resfriamento é uma transição de uma fase líquido-cristalina para uma fase de gel nas membranas celulares. De acordo com essa hipótese, essa transição resultaria em alterações no metabolismo de células resfriadas e levaria ao dano e à morte das plantas sensíveis ao frio. O grau de insaturação dos ácidos graxos determinaria a temperatura na qual o dano ocorreria. Pesquisa recente, no entanto, sugere que a relação entre insaturação de membrana e as respostas das plantas à temperatura é mais sutil e complexa (ver Tópico 12.8 na internet). As respostas de mutantes de Arabidopsis com saturação aumentada dos ácidos graxos a baixas temperaturas não são como o previsto pela hipótese de sensibilidade ao frio, sugerindo que danos normais causados pelo frio podem não ser estritamente relacionados ao nível de insaturação dos lipídeos das membranas. Por outro lado, experimentos com indivíduos transgênicos de tabaco, sensíveis ao frio, mostram resultados opostos. A expressão transgênica de genes exógenos em tabaco tem sido usada especificamente para diminuir o nível de fosfatidilglicerol saturado ou para causar um aumento geral na insaturação da membrana. Em cada caso, o dano causado pelo resfriamento foi mitigado em certo grau. Essas novas descobertas deixam claro que tanto a extensão da insaturação das membranas como a presença de lipídeos específicos, como o fosfatidilglicerol insaturado, podem afetar as respostas das plantas a baixas temperaturas. Conforme discutido no Tópico 12.8 na internet, mais estudos são necessários para se entender completamente a relação entre composição lipídica e função das membranas. Os lipídeos de membranas são importantes precursores de compostos sinalizadores Plantas, animais e micróbios utilizam os lipídeos de membrana como precursores de compostos utilizados para sinalização intracelular ou de longo alcance. Por exemplo, o hormônio jasmonato — derivado do ácido linolênico (18:3) — ativa as defesas das plantas contra insetos e muitos fungos patogênicos (ver Capítulo 23). Além disso, o jasmonato regula outros aspectos do crescimento vegetal, incluindo o desenvolvimento das anteras e do pólen. Fosfatidilinositol-4,5-bifosfato (PIP,) é o mais importante de vários derivados do fosfatidilinositol conhecidos como fosfoinositídeos. Em animais, a ativação mediada por receptores da fosfolipase C leva à hidrólise do PIP, em inositol trifosfato (InsP,) e

diacilglicerol, ambos atuando como mensageiros secundários intracelulares. A ação do InsP, na liberação do Ca?! no citoplasma (por meio de canais sensíveis ao Ca?* no tonoplasto e em outras membranas) e, portanto, na regulação dos processos celulares tem sido demonstrada em vários sistemas vegetais, incluindo as células-guarda. Informações sobre outros tipos de sinalização por lipídeos em plantas estão se tornando disponíveis mediante estudos bioquímicos e de genética molecular das fosfolipases e de outras enzimas envolvidas na geração desses sinais. Os lipídeos de reserva são convertidos em carboidratos em sementes em germinação Depois de germinarem, as sementes oleaginosas metabolizam os triacilgliceróis convertendo-os em sacarose. As plantas não são capazes de transportar gorduras dos cotilédones para outros tecidos da plântula em desenvolvimento,

(A) Ácidos graxos são metabolizados por P-oxidação à acetil-CoA no glioxissomo. Ácido Ácido graxo-acil- (ejiELão -“CoA-sintetase CoA CoA Acil-CoA n acetil-CoA B-oxidação CITOSOL GLIOXISSOMO Fosfoenolpiruvato I co, PEP-carboxi| quinase Frutose-6-P E) Oxalacetato Malato Malato Sacarose a desidrogenase O malato é transportado para o citosol e oxidado a oxaloacetato, que é convertido a fosfoenolpiruvato pela enzima PEP-carboxiquinase. O PEP resultante é, então, metabolizado para produzir sacarose via rota gliconeogênica. de modo que elas precisam converter os lipídeos armazenados em uma forma mais móvel de carbono, em geral sacarose. Esse processo envolve diversas etapas, as quais estão localizadas em diferentes compartimentos celulares: corpos lipídicos, glioxissomos, mitocôndrias e citosol. VISÃO GERAL: LIPÍDEOS À SACAROSE Em sementes oleaginosas, a conversão de lipídeos em sacarose é desencadeada pela germinação. Ela começa com a hidrólise dos triacilgliceróis armazenados em corpos lipídicos a ácidos graxos livres, seguida da oxidação desses ácidos graxos para produzir acetil-CoA (Figura 12.19). Os ácidos graxos são oxidados em um tipo de peroxissomo denominado glioxissomo, uma organela delimitada por uma única bicamada de membrana, que é encontrada nos tecidos de reserva da semente ricos em óleos. A acetil-CoA é metabolizada no glioxissomo e no citoplasma (ver Figura Lipase — E Oxalacetato Glioxilato Isocitrato cHO It 349 Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos Triacilgliceróis são hidrolisados para produzir ácidos graxos. CORPO LIPÍDICO (Triacilgliceróis) Citrato Citrato " Oxalacetato [NADH| Malato desidrogenase Aconitase Isocitrato Ciclo do glioxilato Malato Malato Cada duas moléculas de acetil-CoA produzidas são metabolizadas pelo ciclo do glioxilato para gerar um succinato. | Succinato COoH O succinato move-se para a mitocôndria e é convertido em malato. p lipídico Glioxissomo Mitocôndria Figura 12.19 Conversão de gorduras em açúcares durante a germinação de sementes oleaginosas. (A) Fluxo de carbono durante a degradação de ácidos graxos e gliconeogênese (reportar às Figuras 12.2, 12.3 e 12.6 para as estruturas químicas). (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de uma célula do cotilédone armazenador de óleos de uma plântula de pepino, mostrando glioxissomos, mitocôndrias e corpos lipídicos. (B, cortesia de R. N. Trelease.)

350 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo 12.194) para produzir succinato. O succinato é transportado do glioxissomo para a mitocôndria, onde é convertido primeiro em fumarato e, após, em malato. O processo termina no citosol, com a conversão do malato em glicose via gliconeogênese e, então, em sacarose. Na maioria das sementes oleaginosas, cerca de 30% da acetil-CoA são usados para a produção de energia pela respiração, e o resto é convertido em sacarose. HIDRÓLISE MEDIADA POR LIPASES A etapa inicial na conversão de lipídeos em carboidratos é a degradação dos triglicerídeos armazenados em corpos lipídicos pela enzima lipase, a qual hidrolisa triacilgliceróis em três moléculas de ácidos graxos e uma molécula de glicerol. Durante a degradação dos lipídeos, os corpos lipídicos e os glioxissomos em geral estão em associação física íntima (ver Figura 12.19B). B-OXIDAÇÃO DE ÁCIDOS GRAXOS As moléculas de ácidos graxos entram no glioxissomo, onde são ativadas pela conversão em ácido graxo-acil-CoA pela enzima ácido graxo-acil-CoA-sintetase. A ácido graxo-acil-CoA é o substrato inicial para a série de reações da p-oxidação, nas quais C, ácidos graxos (ácidos graxos compostos de n carbonos) são sequencialmente decompostos em 1/2 moléculas de acetil-CoA (ver Figura 12.194). Essa sequência de reações envolve a redução de 4 O, a H,O e a formação de um NADH para cada acetil-CoA produzida. Em tecidos de mamíferos, as quatro enzimas associadas à B-oxidação estão presentes na mitocôndria. Em tecidos de reserva de sementes, elas estão localizadas exclusivamente nos glioxissomos, ou na organela equivalente em tecidos vegetativos, o peroxissomo (ver Capítulo 1). O CICLO DO GLIOXILATO A função do ciclo do glioxilato é converter duas moléculas de acetil-CoA em succinato. A acetil-CoA produzida por B-oxidação é posteriormente metabolizada no glioxissomo, mediante uma série de reações que compõem o ciclo do glioxilato (ver Figura 12.194). Inicialmente, a acetil-CoA reage com oxalacetato, gerando citrato, que é, então, transferido ao citoplasma para isomerização a isocitrato pela aconitase. O isocitrato é reimportado para o glioxissomo e convertido em malato por duas reações que são exclusivas da rota do glioxilato: 1. Em primeiro lugar, o isocitrato (C,) é clivado pela enzima isocitrato-liase, produzindo succinato (C,) e glioxilato (C,). O succinato é exportado para as mitocôndrias. 2. A seguir, a malato sintase combina uma segunda molécula de acetil-CoA com

glioxilato, produzindo malato. O malato é, então, transferido para o citoplasma e convertido em oxaloacetato pela isozima citoplasmática da malato-desidrogenase. O oxaloacetato é reimportado para o glioxissomo e se combina com outra acetil-CoA para continuar o ciclo (ver Figura 12.194). O glioxilato produzido mantém o ciclo operando, mas o succinato é exportado às mitocôndrias para posterior processamento. O PAPEL MITOCONDRIAL Ao se mover dos glioxissomos para as mitocôndrias, o succinato é convertido em malato pelas duas reações correspondentes do ciclo do ácido cítrico. O malato resultante pode ser exportado das mitocôndrias em troca de succinato, mediante o transportador de dicarboxilato localizado na membrana mitocondrial interna. O malato é, então, oxidado a oxalacetato pela malato-desidrogenase no citosol, enquanto o oxalacetato resultante é convertido em carboidratos pela inversão da glicólise (gliconeogênese). Essa conversão exige que a irreversibilidade da reação da piruvato quinase seja contornada (ver Figura 12.3) e é facilitada pela enzima PEP-carboxiquinase, que utiliza a capacidade de fosforilação do ATP para converter oxaloacetato em PEP e CO, (ver Figura 12.194). A partir do PEP a gliconeogênese pode prosseguir com a produção de glicose, conforme já descrito. A sacarose, produto final desse processo, é a forma primária de carbono reduzido translocado dos cotilédones aos tecidos das plântulas em desenvolvimento. Entretanto, nem todas as sementes convertem quantitativamente gordura em açúcar (ver Tópico 12.9 na internet). RESUMO Utilizando os constituintes estruturais proporcionados pela fotossíntese, a respiração libera a energia armazenada em compostos de carbono de uma maneira controlada para o uso celular. Ao mesmo tempo, ela gera muitos precursores de carbono para a biossíntese. Visão geral da respiração vegetal e Na respiração vegetal, o carbono celular reduzido gerado pela fotossíntese é oxidado a CO, e água, e essa oxidação é acoplada à síntese de ATP. e A respiração ocorre por quatro processos principais: a glicólise, a rota oxidativa das pentoses fosfato, o ciclo do ácido cítrico e a fosforilação oxidativa (a cadeia de transporte de elétrons e a síntese de ATP) (Figura 12.1). Glicólise e Na glicólise, os carboidratos são convertidos em piruvato no citosol, e uma pequena quantidade de ATP é sintetizada via fosforilação em nível de substrato. O NADH também é produzido (Figura 12.3).

RESUMO

Utilizando os constituintes estruturais proporcionados pela fotossíntese, a respiração libera a energia armazenada em compostos de carbono de uma maneira controlada para o uso celular. Ao mesmo tempo, ela gera muitos precursores de carbono para a biossíntese.

Visão geral da respiração vegetal

- Na respiração vegetal, o carbono celular reduzido gerado pela fotossíntese é oxidado a CO_2 e água, e essa oxidação é acoplada à síntese de ATP.
- A respiração ocorre por quatro processos principais: a glicólise, a rota oxidativa das pentoses fosfato, o ciclo do ácido cítrico e a fosforilação oxidativa (a cadeia de transporte de elétrons e a síntese de ATP) (**Figura 12.1**).

Glicólise

- Na glicólise, os carboidratos são convertidos em piruvato no citosol, e uma pequena quantidade de ATP é sintetizada via fosforilação em nível de substrato. O NADH também é produzido (**Figura 12.3**).

e A glicólise vegetal tem enzimas alternativas para várias etapas. Isso permite diferenças nos substratos utilizados, nos produtos gerados e na direção da rota. e Quando O, insuficiente está disponível, a fermentação regenera NAD* para a glicólise. Apenas uma pequena fração da energia disponível em açúcares é conservada pela fermentação (Figura 12.3). e A dlicólise vegetal é regulada de “baixo para cima” por seus produtos. Rota oxidativa das pentoses fosfato e Os carboidratos podem ser oxidados pela rota oxidativa das pentoses-fosfato, que fornece constituintes estruturais para biossintese e poder redutor como NADPH (Figura 12.4). Ciclo do ácido cítrico * O piruvato é oxidado a CO, dentro da matriz mitocondrial por meio do ciclo do ácido cítrico, gerando um grande número de equivalentes redutores na forma de NADH e FADH, (Figuras 12.5, 12.6). e Em plantas, o ciclo do ácido cítrico é envolvido em rotas alternativas que permitem a oxidação de malato ou citrato e a exportação de intermediários para biossíntese (Figuras 12.6, 12.7). Transporte de elétrons mitocondrial e a síntese de ATP e O transporte de elétrons de NADH e FADH, para o oxigênio é acoplado por complexos enzimáticos ao transporte de prótons através da membrana mitocondrial interna. Isso gera um gradiente eletroquímico de prótons usado para alimentar a síntese e a exportação de ATP (Figuras 12.8-12.10). Durante a respiração aeróbica, até 60 moléculas de ATP são produzidas por molécula de sacarose (Tabela 12.2). A presença de várias proteínas (oxidase alternativa, NADI[P]H-desidrogenases e proteína desacopladora) que diminuem a recuperação de energia é típica da respiração vegetal (Figuras 12.8, 12.9). e Os principais produtos do processo respiratório são ATP e intermediários metabólicos utilizados na biossíntese. A demanda Capítulo 12 e Respiração e Metabolismo de Lipídeos celular por esses compostos regula a respiração por meio de pontos de controle na cadeia transportadora de elétrons, no ciclo do ácido cítrico e na glicólise (Figuras 12.11-12.14). Respiração em plantas e em tecidos intactos e Mais de 50% da produtividade fotossintética diária podem ser respirados por uma planta. e Muitos fatores podem afetar a taxa respiratória observada ao nível da planta inteira. Esses fatores abrangem a natureza e a idade do tecido vegetal, assim como fatores ambientais, como a luz, a temperatura, o suprimento de nutrientes e de água e as concentrações de O, e CO,. Metabolismo de lipídeos e

Triacilgliceróis (gorduras e óleos) são uma forma eficiente para armazenagem de carbono reduzido, particularmente em sementes. Glicerolipídeos polares são os componentes estruturais primários de membranas (Figuras 12.15, 12.16; Tabelas 12.3, 12.4). Triacilgliceróis são sintetizados no RE e acumulam-se dentro da bicamada fosfolipídica, formando corpos lipídicos. Os ácidos graxos são sintetizados nos plastídios, utilizando acetil-CoA, em ciclos de adição de dois carbonos. Os ácidos graxos dos plastídios podem ser transportados ao RE, onde posteriormente são modificados (Figuras 12.17, 12.18). A função de uma membrana pode ser influenciada pela sua composição lipídica. O grau de insaturação dos ácidos graxos influencia a sensibilidade das plantas ao frio, mas não parece estar envolvido nos danos normais causados pelo resfriamento. Alguns derivados lipídicos, como jasmonato, são importantes hormônios de plantas. Durante a germinação de sementes oleaginosas, os lipídeos armazenados são metabolizados a carboidratos em uma série de reações que incluem o ciclo do glioxilato. Esse ciclo ocorre nos glioxissomos, e as etapas subsequentes ocorrem nas mitocôndrias (Figura 12.19). e O carbono reduzido gerado durante a degradação lipídica nos glioxissomos é, por fim, convertido em carboidratos no citosol pela gliconeogênese (Figura 12.19). MATERIAL DA INTERNET Tópico 12.1 Isolamento de mitocôndrias Mitocôndrias intactas e funcionais podem ser purificadas para análise in vitro. Tópico 12.2 O ciclo Q explica como o complexo Ill bombeia prótons através da membrana mitocondrial interna Um processo cíclico permite uma estequiometria próton-elétron mais alta. Tópico 12.3 Múltiplos desvios nas etapas de conservação de energia na fosforilação oxidativa de mitocôndrias vegetais As enigmáticas rotas não fosforilativas e “desperdiçadoras de energia” da respiração são importantes para a flexibilidade metabólica. e Tópico 12.4 FF,-ATP-sintases: os menores motores giratórios do mundo A rotação da subunidade y ocasiona as mudanças de conformação que acoplam o fluxo de prótons para a síntese de ATP. e Tópico 12.5 Transporte para dentro e para fora das mitocôndrias vegetais As mitocôndrias vegetais transportam metabólitos, coenzimas e macromoléculas. * Tópico 12.6 O sistema genético das mitocôndrias vegetais tem diversas características especiais O genoma mitocondrial codifica cerca de 40 proteínas mitocondriais. 351

- A glicólise vegetal tem enzimas alternativas para várias etapas. Isso permite diferenças nos substratos utilizados, nos produtos gerados e na direção da rota.
- Quando O_2 insuficiente está disponível, a fermentação regenera NAD^+ para a glicólise. Apenas uma pequena fração da energia disponível em açúcares é conservada pela fermentação (**Figura 12.3**).
- A glicólise vegetal é regulada de "baixo para cima" por seus produtos.

Rota oxidativa das pentoses fosfato

- Os carboidratos podem ser oxidados pela rota oxidativa das pentoses-fosfato, que fornece constituintes estruturais para biossíntese e poder redutor como NADPH (**Figura 12.4**).

Ciclo do ácido cítrico

- O piruvato é oxidado a CO_2 dentro da matriz mitocondrial por meio do ciclo do ácido cítrico, gerando um grande número de equivalentes redutores na forma de NADH e $FADH_2$ (**Figuras 12.5, 12.6**).
- Em plantas, o ciclo do ácido cítrico é envolvido em rotas alternativas que permitem a oxidação de malato ou citrato e a exportação de intermediários para biossíntese (**Figuras 12.6, 12.7**).

Transporte de elétrons mitocondrial e a síntese de ATP

- O transporte de elétrons de NADH e $FADH_2$ para o oxigênio é acoplado por complexos enzimáticos ao transporte de prótons através da membrana mitocondrial interna. Isso gera um gradiente eletroquímico de prótons usado para alimentar a síntese e a exportação de ATP (**Figuras 12.8-12.10**).
- Durante a respiração aeróbica, até 60 moléculas de ATP são produzidas por molécula de sacarose (**Tabela 12.2**).
- A presença de várias proteínas (oxidase alternativa, NAD[P]H--desidrogenases e proteína desacopladora) que diminuem a recuperação de energia é típica da respiração vegetal (**Figuras 12.8, 12.9**).
- Os principais produtos do processo respiratório são ATP e intermediários metabólicos utilizados na biossíntese. A demanda celular por esses compostos regula a respiração por meio de pontos de controle na cadeia transportadora de elétrons, no ciclo do ácido cítrico e na glicólise (**Figuras 12.11-12.14**).

Respiração em plantas e em tecidos intactos

- Mais de 50% da produtividade fotossintética diária podem ser respirados por uma planta.
- Muitos fatores podem afetar a taxa respiratória observada ao nível da planta inteira. Esses fatores abrangem a natureza e a idade do tecido vegetal, assim como fatores ambientais, como a luz, a temperatura, o suprimento de nutrientes e de água e as concentrações de O_2 e CO_2.

Metabolismo de lipídeos

- Triacilgliceróis (gorduras e óleos) são uma forma eficiente para armazenagem de carbono reduzido, particularmente em sementes. Glicerolipídeos polares são os componentes estruturais primários de membranas (**Figuras 12.15, 12.16; Tabelas 12.3, 12.4**).
- Triacilgliceróis são sintetizados no RE e acumulam-se dentro da bicamada fosfolipídica, formando corpos lipídicos.
- Os ácidos graxos são sintetizados nos plastídios, utilizando acetil-CoA, em ciclos de adição de dois carbonos. Os ácidos graxos dos plastídios podem ser transportados ao RE, onde posteriormente são modificados (**Figuras 12.17, 12.18**).
- A função de uma membrana pode ser influenciada pela sua composição lipídica. O grau de insaturação dos ácidos graxos influencia a sensibilidade das plantas ao frio, mas não parece estar envolvido nos danos normais causados pelo resfriamento.
- Alguns derivados lipídicos, como jasmonato, são importantes hormônios de plantas.
- Durante a germinação de sementes oleaginosas, os lipídeos armazenados são metabolizados a carboidratos em uma série de reações que incluem o ciclo do glioxilato. Esse ciclo ocorre nos glioxissomos, e as etapas subsequentes ocorrem nas mitocôndrias (**Figura 12.19**).
- O carbono reduzido gerado durante a degradação lipídica nos glioxissomos é, por fim, convertido em carboidratos no citosol pela gliconeogênese (**Figura 12.19**).

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 12.1 **Isolamento de mitocôndrias** Mitocôndrias intactas e funcionais podem ser purificadas para análise *in vitro*.
- Tópico 12.2 **O ciclo Q explica como o complexo III bombeia prótons através da membrana mitocondrial interna** Um processo cíclico permite uma estequiometria próton--elétron mais alta.
- Tópico 12.3 **Múltiplos desvios nas etapas de conservação de energia na fosforilação oxidativa de mitocôndrias vegetais** As enigmáticas rotas não fosforilativas e "desperdiçadoras de energia" da respiração são importantes para a flexibilidade metabólica.
- Tópico 12.4 **F_oF_1-ATP-sintases: os menores motores giratórios do mundo** A rotação da subunidade γ ocasiona as mudanças de conformação que acoplam o fluxo de prótons para a síntese de ATP.
- Tópico 12.5 **Transporte para dentro e para fora das mitocôndrias vegetais** As mitocôndrias vegetais transportam metabólitos, coenzimas e macromoléculas.
- Tópico 12.6 **O sistema genético das mitocôndrias vegetais tem diversas características especiais** O genoma mitocondrial codifica cerca de 40 proteínas mitocondriais.

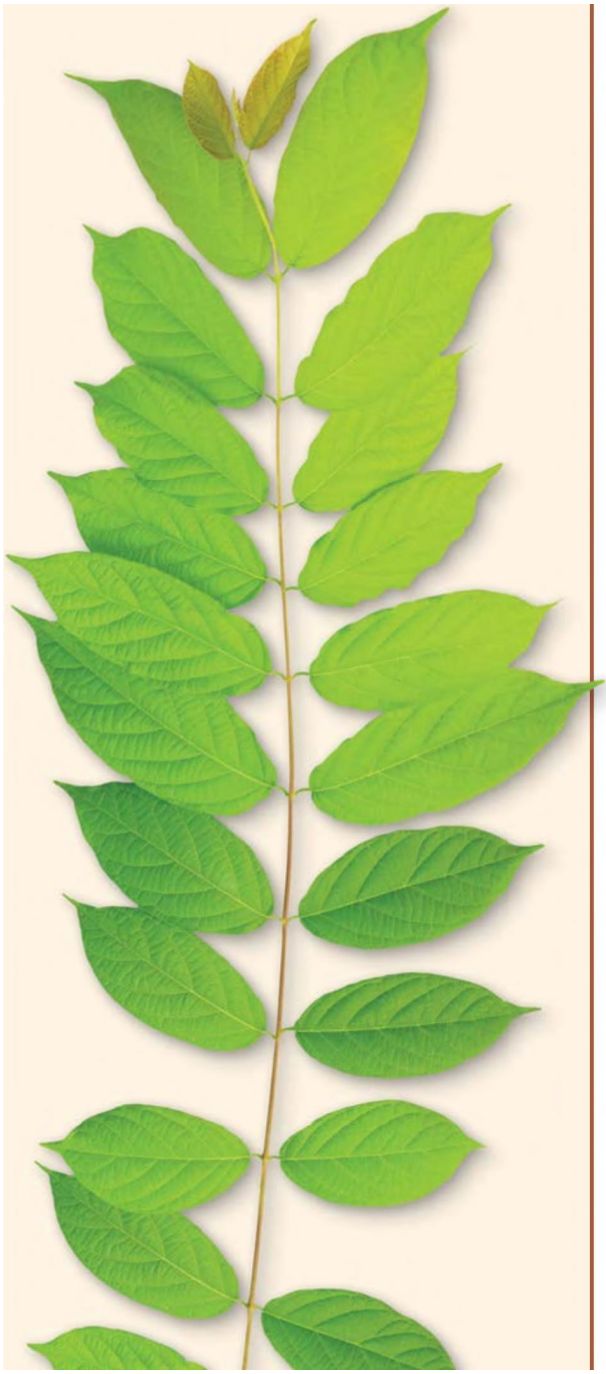
352 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo e Tópico 12.7 A respiração reduz a produtividade das culturas? A produtividade de culturas está correlacionada com as baixas taxas respiratórias de uma maneira não compreendida. e Tópico 12.8 A composição lipídica das membranas afeta a biologia celular e a fisiologia das plantas Mutantes lipídicos estão ampliando nosso conhecimento acerca da capacidade dos organismos de se adaptarem às mudanças de temperatura. Tópico 12.9 Utilização de reservas de óleo dos cotilédones Em algumas espécies, apenas parte dos lipídeos armazenados nos cotilédones é exportada como carboidrato. Ensaio 12.1 A flexibilidade metabólica ajuda as plantas a sobreviverem ao estresse A capacidade das plantas de realizar uma etapa metabólica de diferentes maneiras aumenta a sobrevivência vegetal sob estresse. Ensaio 12.2 Elaboração do perfil metabólico das células vegetais A elaboração do perfil metabólico complementa a genômica e a proteômica. Ensaio 12.3 Dinâmica mitocondrial: quando a forma encontra a função A microscopia de fluorescência tem mostrado que as mitocôndrias alteram dinamicamente a forma, o tamanho, o número e a distribuição in vivo. Ensaio 12.4 Mitocôndrias em sementes e a tolerância ao estresse As sementes experimentam uma enorme gama de estresses e são dependentes da respiração para a germinação. Ensaio 12.5 Balanço de vida e morte: o papel da mitocôndria na morte celular programada A morte celular programada é uma parte integral do ciclo de vida das plantas, com frequência envolvendo diretamente as mitocôndrias. Ensaio 12.6 Respiração por flores termogênicas A temperatura de flores termogênicas, como nos lírios do gênero Arum, pode aumentar até 35ºC acima do ambiente adjacente. Ensaio 12.7 Espécies reativas de oxigênio (EROS) e respiração vegetal A produção de espécies reativas de oxigênio é uma consequência inevitável da respiração aeróbica. Ensaio 12.8 Síntese de coenzima em mitocôndrias vegetais As rotas de síntese de coenzimas frequentemente são divididas entre organelas. Ensaio 12.9 Medição in vivo da respiração vegetal As atividades da oxidase alternativa e da citocromo c oxidase podem ser medidas simultaneamente. Leituras sugeridas Atkin, O.K, and Tjoelker, M. G. (2003) Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. Trends Plant Sci. 8: 343-351. Bates P. D, Stymne, S., and Ohlrogge, J. (2013) Biochemical pathways in seed oil synthesis.

Curr. Opin. Plant Biol. 16: 358-364. Gonzalez-Meler, M. A., Taneva, L., and Trueman, R.]J. (2004) Plant respiration and elevated atmospheric CO, concentration: Cellular responses and global significance. Ann. Bot. 94: 647-656. Markham, J. E. Lynch, D. V., Napier, J. A, Dunn, T.M, and Cahoon, E. B. (2013) Plant sphingolipids: function follows form. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 350-357. Millar, A. H. Whelan, J. Soole, K. L. and Day, D. A. (2011) Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. Annu. Rev. Plant Biol. 62: 79-104. Moller, 1. M. (2001) Plant mitochondria and oxidative stress. Electron transport, NADPH turnover and metabolism of reactive oxygen species. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 561-591. Nicholls, D. G., and Ferguson, S.J. (2013) Bioenergetics 4, 4th ed. Academic Press, San Diego, CA. Plaxton, W. €. and Podestá, F. E. (2006) The functional organization and control of plant respiration. Crit. Rev. Plant Sci. 25: 159-198. Rasmusson, A. G., Geisler, D. A., and Maller, I. M. (2008) The multiplicity of dehydrogenases in the electron transport chain of plant mitochondria. Mitochondrion 8: 47-60. Sweetlove, L.]., Beard, K. F.M., Nunes-Nesi, A., Fernie, A. R. and Ratcliffe, R. G. (2010) Not just a circle: Flux modes in the plant TCA cycle. Trends Plant Sci. 15: 462-470. Vanlerberghe, G. €. (2013) Alternative oxidase: A mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants. Int. J. Mol. Sci. 14: 6805-6847. Wallis, J. G,, and Browse, J. (2010) Lipid biochemists salute the genome. Plant J. 61: 1092-1106.

- Tópico 12.7 **A respiração reduz a produtividade das culturas?** A produtividade de culturas está correlacionada com as baixas taxas respiratórias de uma maneira não compreendida.
- Tópico 12.8 **A composição lipídica das membranas afeta a biologia celular e a fisiologia das plantas** Mutantes lipídicos estão ampliando nosso conhecimento acerca da capacidade dos organismos de se adaptarem às mudanças de temperatura.
- Tópico 12.9 **Utilização de reservas de óleo dos cotilédones** Em algumas espécies, apenas parte dos lipídeos armazenados nos cotilédones é exportada como carboidrato.

- Ensaio 12.1 **A flexibilidade metabólica ajuda as plantas a sobreviverem ao estresse** A capacidade das plantas de realizar uma etapa metabólica de diferentes maneiras aumenta a sobrevivência vegetal sob estresse.
- Ensaio 12.2 **Elaboração do perfil metabólico das células vegetais** A elaboração do perfil metabólico complementa a genômica e a proteômica.
- Ensaio 12.3 **Dinâmica mitocondrial: quando a forma encontra a função** A microscopia de fluorescência tem mostrado que as mitocôndrias alteram dinamicamente a forma, o tamanho, o número e a distribuição *in vivo*.
- Ensaio 12.4 **Mitocôndrias em sementes e a tolerância ao estresse** As sementes experimentam uma enorme gama de estresses e são dependentes da respiração para a germinação.
- Ensaio 12.5 **Balanço de vida e morte: o papel da mitocôndria na morte celular programada** A morte celular programada é uma parte integral do ciclo de vida das plantas, com frequência envolvendo diretamente as mitocôndrias.
- Ensaio 12.6 **Respiração por flores termogênicas** A temperatura de flores termogênicas, como nos lírios do gênero *Arum*, pode aumentar até 35°C acima do ambiente adjacente.
- Ensaio 12.7 **Espécies reativas de oxigênio (EROs) e respiração vegetal** A produção de espécies reativas de oxigênio é uma consequência inevitável da respiração aeróbica.
- Ensaio 12.8 **Síntese de coenzima em mitocôndrias vegetais** As rotas de síntese de coenzimas frequentemente são divididas entre organelas.
- Ensaio 12.9 **Medição *in vivo* da respiração vegetal** As atividades da oxidase alternativa e da citocromo *c* oxidase podem ser medidas simultaneamente.

Assimilação de Nutrientes Inorgânicos s plantas superiores são organismos autotróficos que podem sintetizar todos os seus componentes orgânicos a partir de nutrientes inorgânicos obtidos do ambiente. Para muitos nutrientes minerais, o processo envolve a absorção de compostos do solo pelas raízes (ver Capítulo 5) e a incorporação em compostos orgânicos, essenciais ao crescimento e ao desenvolvimento. Essa incorporação dos nutrientes inorgânicos em substâncias orgânicas, como pigmentos, cofatores enzimáticos, lipídeos, ácidos nucleicos e aminoácidos, é denominada assimilação de nutrientes. A assimilação de alguns nutrientes — em particular nitrogênio e enxofre — envolve uma série complexa de reações bioquímicas que estão entre as reações de maior consumo energético dos organismos vivos: e Na assimilação do nitrato (NO), o nitrogênio do NO; é convertido em uma forma mais energética (mais reduzida), o nitrito (NO,)), e, depois, em uma forma ainda mais energética (mais reduzida ainda), o amônio (NH,9, e finalmente em nitrogênio amida da glutamina. Esse processo consome o equivalente a 12 ATPs para cada nitrogênio amida. e Plantas como as leguminosas estabelecem relações simbióticas com bac térias fixadoras de nitrogênio, para converter o nitrogênio molecular (N,) em amônia (NH). A amônia (NH,) é o primeiro produto estável no processo natural de fixação; entretanto, em pH fisiológico, a amônia é protonada para formar o íon amônio (NH,'). O processo de fixação biológica do nitrogênio, junto com a subsequente assimilação de NH; em um aminoácido, consome o equivalente a cerca de 16 ATPs por nitrogênio amida. e A assimilação de sulfato (S0,?) no aminoácido cisteína, por meio de duas rotas encontradas nas plantas, consome cerca de 14 ATPs. Para se ter uma ideia da enorme quantidade de energia envolvida, deve-se considerar que, se ocorressem rapidamente no sentido oposto — por exemplo, de NH,NO, (nitrato de amônio) para N; -, essas reações se tornariam explosivas, liberando grandes quantidades de energia como movimento, calor e luz. Praticamente todos os explosivos, incluindo a nitoglicerina, o TNT (trinitrotolueno) e a pólvora, são baseados na rápida oxidação de compostos de nitrogênio ou de enxofre.



354 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo A assimilação de outros nutrientes, especialmente os macronutrientes e os micronutrientes catiônicos (ver Capítulo 5), envolve a formação de complexos com compostos orgânicos. Por exemplo, o Mg?! associa-se aos pigmentos clorofilas, o Ca? associa-se a pectatos na parede celular, e o Mo** associa-se a enzimas como a nitrato redutase e a nitrogenase. Tais complexos são altamente estáveis, sendo que a remoção do nutriente do complexo pode resultar na perda total de função. Este capítulo resume as reações primárias pelas quais os principais nutrientes (nitrogênio, enxofre, fosfato, cátions como Mg?! e K* e oxigênio) são assimilados e discute os produtos orgânicos dessas reações. São enfatizadas as implicações fisiológicas dos gastos energéticos requeridos e introduz-se o tópico sobre a fixação simbiótica do nitrogênio. As plantas servem como a principal via por meio da qual os nutrientes passam do ambiente geofísico mais lento para o ambiente biológico mais dinâmico; este capítulo, portanto, destaca o papel vital da assimilação dos nutrientes vegetais na dieta humana. Nitrogênio no meio ambiente Muitos compostos bioquímicos importantes das células vegetais possuem nitrogênio (ver Capítulo 5). Por exemplo, o nitrogênio é encontrado nos nucleotídeos e nos aminoácidos que formam a estrutura dos ácidos nucleicos e das proteínas, respectivamente. Nas plantas, apenas elementos como o oxigênio, o carbono e o hidrogênio são mais abundantes que o nitrogênio. A maioria dos ecossistemas naturais e agrários apresenta um expressivo ganho na produtividade após serem fertilizados com nitrogênio inorgânico, atestando a importância desse elemento e o fato de ele estar presente em quantidades abaixo do ideal. Nesta seção, são discutidos o ciclo biogeoquímico do nitrogênio, o papel crucial da fixação de nitrogênio na conversão de nitrogênio molecular em amônio e em nitrato, além do destino do amônio e do nitrato nos tecidos vegetais. O nitrogênio passa por diferentes formas no ciclo biogeoquímico O nitrogênio está presente em muitas formas na biosfera. A atmosfera contém uma vasta quantidade (cerca de 78% por volume) de nitrogênio molecular (N,) (ver Capítulo 9). Na maior parte, esse grande reservatório de nitrogênio não está diretamente disponível para os organismos vivos. A obtenção de nitrogênio da atmosfera requer a quebra de uma ligação tripla covalente de excepcional estabilidade entre os dois átomos de

nitrogênio (N=N) para produzir amônia (NH,) ou nitrato (NO,). Tais reações, conhecidas como fixação do nitrogênio, ocorrem por processos industriais e naturais. TABELA 13.1 Principais processos do ciclo biogeoquímico do nitrogênio Processo Definição Taxa (10º g ano")? Fixação industrial Conversão industrial do nitrogênio molecular em amônia 10 Fixação atmosférica Conversão fotoquímica e pelos relâmpagos do nitrogênio molecular em nitrato 1) Fixação biológica Conversão do nitrogênio molecular em amônia pelos procariotos 17 Obtenção pelos vegetais Absorção e assimilação do amônio ou do nitrato pelos vegetais 120 Imobilização Absorção e assimilação do amônio ou do nitrato por microrganismos N/C Amonificação Catabolismo, por bactérias e fungos, da matéria orgânica do solo em amônio N/C Anamox Oxidação anaeróbia do amônio: conversão bacteriana do amônio e do nitrito em N/C nitrogênio molecular Nitrificação Oxidação bacteriana (Nitrosomonas sp.) do amônio em nitrito e posterior oxidação N/C bacteriana (Nitrobacter sp.) do nitrito em nitrato Mineralização Ação das bactérias e dos fungos no catabolismo da matéria orgânica do solo em N/C nitrogênio mineral, mediante amonificação ou nitrificação Volatilização Perda física do gás amônia para a atmosfera 10 Fixação do amônio Ligação física do amônio nas partículas do solo 1 Desnitrificação Conversão bacteriana do nitrato em óxido nitroso e nitrogênio molecular 2 Lixiviação do nitrato Escoamento físico do nitrato dissolvido na água subterrânea, deixando as camadas 3,6 superiores do solo e, finalmente, chegando aos oceanos Nota: Os organismos terrestres, o solo e os oceanos possuem cerca de 5,2 x 10º ge 95 x 10º ge 6,5 x 10 9, respectivamente, de nitrogênio orgânico que é ativo no ciclo. Admitindo-se que a quantidade de N, na atmosfera permanece constante (entradas = saídas), o tempo médio de residência (o tempo médio que a molécula de nitrogênio permanece em formas orgânicas) é cerca de 370 anos [(tamanho do pool)/(fixação de entrada) = (5,2 x 10" 9g+95x 10" g/(8x 10º gano! + 1,9x 10º gano"! + 17x 10º g ano] (Schlesinger, 1997). ºN/C, não calculado.

Fixação biológica Fixadores de * Go N, de vida livre Fixação MicrorgaIndustrial 9 niemos Absorção dosolô pelas raízes =4l Sob temperaturas elevadas (cerca de 200ºC) e pressão alta (cerca de 200 atmosferas), e na presença de um metal catalisador (geralmente ferro), o N, combina-se com hidrogênio para formar amônia. As condições extremas são necessárias para superar a energia de ativação alta da reação. Essa reação de fixação de nitrogênio, conhecida como processo Haber-Bosch, é o ponto de partida para a fabricação de muitos produtos industriais e agrícolas. A produção industrial mundial de fertilizantes nitrogenados é superior a 110 milhões de toneladas métricas por ano (11 x 10º g ano !. Amônio (NH,) Os processos naturais, que fixam cerca de 190 milhões de toneladas métricas por ano de nitrogênio, são os seguintes (Tabela 13.1): * Relâmpagos. Os relâmpagos são responsáveis por cerca de 8% do nitrogênio fixado pelos processos naturais. Eles convertem o vapor de água e o oxigênio em radicais hidroxilas livres altamente reativos, em átomos de hidrogênio livre e em átomos de oxigênio livre, que atacam o nitrogênio molecular (N,), formando o ácido nítrico (HNO,). Posteriormente, esse ácido nítrico precipita-se sobre a Terra com a chuva. * Reações fotoquímicas. Quase 2% do nitrogênio fixado são originados de reações fotoquímicas entre o óxido nítrico gasoso (NO) e o ozônio (O), produzindo o ácido nítrico (HNO.). e Fixação biológica do nitrogênio. Os 90% restantes resultam da fixação biológica do nitrogênio, em que bactérias ou cianobactérias (algas azuis) fixam o N, em amônia (NH,). Essa amônia dissolve-se na água e forma o amônio (NH,): NH, + H,O — NH,* + OH (13.1) Resíduos de animais e T nl orgânica em deterioração Amonificação 355 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos Desnitrificação Fixação atmosférica Fixação biológica Oxidação anaeróbia do amônio má Vigia Desnitrificadores Nitrato Lixiviação (NO;) Fixadores simbióticos de N, Nitrito Água subterrânea 0,) Microrganismosy (N Olo Figura 13.1 O nitrogênio apresenta um ciclo na atmosfera, mudando da forma gasosa à de íons reduzidos solúveis, antes de ser incorporado a compostos orgânicos nos organismos vivos. São apresentadas algumas das etapas envolvidas no ciclo do nitrogênio. Do ponto de vista agrícola, a fixação biológica do nitrogênio é crucial, pois os fertilizantes à base de nitrogênio produzidos industrialmente apresentam custos econômicos e ambientais, além

de não estarem acessíveis a muitos agricultores pobres. Uma vez fixado em amônia ou nitrato, o nitrogênio entra no ciclo biogeoquímico, passando por várias formas orgânicas ou inorgânicas antes de finalmente retornar à forma de nitrogênio molecular (Figura 13.1; ver também Tabela 13.1). Os íons amônio (NH, e nitrato (NO,) da solução do solo, gerados pela fixação ou liberados pela decomposição da matéria orgânica, tornam-se alvos de intensa competição entre plantas e microrganismos. Para serem competitivos, os vegetais desenvolveram mecanismos para capturar rapidamente esses íons da solução do solo (ver Capítulo 5). Quando em concentrações elevadas no solo, que ocorrem após a fertilização, a absorção do amônio e do nitrato pelas raízes pode exceder a capacidade de uma planta de assimilar esses íons, levando à sua acumulação nos tecidos vegetais. Amônio ou nitrato não assimilados podem ser perigosos O amônio, se acumulado em níveis elevados nos tecidos vivos, é tóxico tanto para plantas quanto para animais. O amônio dissipa os gradientes de prótons transmembrana (Figura 13.2) necessários para o transporte de elétrons na fotossíntese e na cadeia respiratória (ver Capítulos 7 e 12), bem como para o sequestro de metabólitos nos vacúolos

 pH alto: Membrana Estroma, matriz ou citoplasma pH baixo: Lume, espaço intermembrana ou vacúolo oH- E + Ht GE OR H = Ht H+ Ht (Oh HOM one NH,* + OH" NH NH; + H'——> NH4* + oH" oH- A Ht oH- H* Em pHalto, o NH4* O NH; é permeável O NH; reage reage com o OH", à membrana e com o H*, formando NH.. difunde-se de acordo formando com seu gradiente de NHa". concentração através da membrana. Figura 13.2 Toxicidade do NH,* devido à dissipação dos gradientes de pH. O lado esquerdo representa o estroma, a matriz ou o citoplasma, onde o pH é alto. O lado direito representa o lume, o espaço intermembrana ou o vacúolo, onde o pH é baixo. A membrana representa o tilacoide do cloroplasto, a membrana interna mitocondrial ou o tonoplasto do vacúolo de uma célula da raiz. O resultado líquido da reação mostra que as concentrações de OH" do lado esquerdo e de H* do lado direito diminuíram, isto é, o gradiente de pH foi dissipado. (De Bloom, 1997.) (ver Capítulo 6) e para o transporte de nutrientes através das membranas biológicas (ver Capítulo 6). Devido ao perigo que representam os níveis altos de amônio, os animais desenvolveram uma forte aversão a seu odor. Como exemplo, podem ser citados os sais-de-cheiro, compostos por carbonato de amônio, um vapor medicinal liberado sob o nariz para animar pessoas desfalecidas. As plantas assimilam o amônio próximo da região de absorção ou produção e rapidamente armazenam todo o excesso nos vacúolos, evitando, assim, efeitos tóxicos nas membranas e no citosol. Em comparação ao amônio, as plantas podem armazenar níveis altos de nitrato, e translocá-lo através dos tecidos sem causar efeitos deletérios. Entretanto, se animais ou seres humanos consumirem material vegetal com níveis altos de nitrato, eles podem sofrer de metemoglobinemia, uma doença em que o fígado reduz o nitrato a nitrito, o qual se combina com a hemoglobina, tornando-a incapaz de combinar-se com o oxigênio. Seres humanos e os outros animais são capazes também de converter nitrato em nitrosaminas, as quais são potentes carcinogênicos, ou em óxido nítrico, uma potente molécula de sinalização envolvida em muitos processos fisiológicos, como a dilatação de vasos sanguíneos. Em função disso, alguns países impõem limites nos níveis de nitrato nos vegetais que são consumidos pelo homem. Nas próximas seções, serão discutidos os processos pelos quais as plantas assimilam o nitrato em compostos

orgánicos via redução enzimática do nitrato primeiro em nitrito, posteriormente em amônio e, após, em aminoácidos. Assimilação do nitrato As raízes dos vegetais absorvem ativamente o nitrato da solução do solo através de vários cotransportadores nitrato-prótons de baixa e de alta afinidade (ver Capítulo 6). Os vegetais, por fim, assimilam a maior parte do nitrato em compostos orgânicos. A primeira etapa do processo é a conversão do nitrato em nitrito no citosol, uma reação de redução (ver Capítulo 12, propriedades redox) que envolve a transferência de dois elétrons. A enzima nitrato redutase catalisa essa reação: NO; + NAD(P)H + H' > NO; + NAD(P)* + H,O (13.2) onde NAD(P)H indica o NADH ou o NADPH. A forma mais comum da enzima nitrato redutase utiliza somente o NADH como doador de elétrons; uma outra forma da enzima, encontrada predominantemente em tecidos não clorofilados, como raízes, pode usar tanto o NADH quanto o NADPH. As nitrato redutase das plantas superiores são formadas por duas subunidades idênticas com três grupos prostéticos cada: flavina adenina dinucleotídeo (FAD), heme e um complexo formado pelo molibdênio e uma molécula orgânica denominada pterina. Uma pterina (completamente oxidada) A nitrato redutase é a principal proteína contendo molibdênio nos tecidos vegetativos; um dos sintomas da deficiência do molibdênio é a acumulação de nitrato, resultante da diminuição da atividade da nitrato redutase. A utilização de cristalografia de raio Xe a comparação de sequências de aminoácidos da nitrato redutase de diversas espécies com aquelas de outras proteínas já caracterizadas que se ligam ao FAD, ao heme ou ao molibdênio resultaram em um modelo multidomínios para a nitrato redutase; um modelo simplificado de três domínios é apresentado na Figura 13.3. O domínio de ligação do FAD aceita dois elétrons do NADH ou do NADPH. Os elétrons são, então, deslocados pelo domínio heme para o complexo molibdênio, onde são transferidos para o nitrato. Muitos fatores regulam a nitrato redutase O nitrato, a luz e os carboidratos interferem na nitrato redutase em níveis de transcrição e tradução. Em plântulas de cevada, o mRNA da nitrato redutase foi detectado cerca de 40 minutos após a adição do nitrato, e os níveis máximos foram obtidos em 3 horas (Figura 13.4). Ao contrário da rápida acumulação do mRNA, houve um incremento gradual linear na atividade da nitrato redutase, representando que a síntese dessa proteína necessita da presença do mRNA da nitrato redutase.

Região hinge 1 Região hinge 2 C-terminus N-terminus vo E q Nitrato redutase Figura 13.3 Modelo do dímero da nitrato redutase, indicando os três domínios de ligação cujas sequências de polipeptídeos são similares nos eucariotos: complexo de molibdênio (MoCo), grupo heme e FAD. O NADH liga-se ao domínio de ligação do FAD de cada subunidade e inicia a transferência de dois elétrons a partir do grupo carboxila terminus (C), através de cada elemento de transferência de elétrons, até o grupo amino terminus (N). O nitrato é reduzido no complexo molibdênio próximo à região amino terminal. As sequências dos polipeptídeos nas regiões hinge são altamente variáveis entre as espécies. Além disso, a proteína está sujeita à modificação pós-tradução (envolvendo uma fosforilação reversível) análoga à regulação da sacarose fosfato sintase (ver Capítulos 8 e 11). À luz, os níveis de carboidratos e outros fatores ambientais estimulam a proteína fosfatase, que desfosforila um resíduo de serina chave na região do hinge 1 da nitrato redutase (entre o complexo molibdênio e os domínios de ligação heme; ver Figura 13.3), ativando a enzima. Agindo na direção inversa, o escuro e o Mg” estimulam a proteína quinase, a qual fosforila os mesmos resíduos de serina, que depois interagem com a proteína inibidora 14-3-3 e, assim, inativam a nitrato redutase. A regulação da atividade da nitrato redutase por meio da fosforilação e da desfosforilação proporciona um controle mais rápido que o obtido pela síntese ou degradação da enzima (minutos versus horas). A nitrito redutase converte o nitrito em amônio O nitrito (NO_2^-) é um íon altamente reativo e potencialmente tóxico. As células vegetais transportam imediata100 H qo nas raízes 80 H aéreas 60 Atividade nas partes aéreas e 40 Atividade nas raízes 20 Níveis relativos do mRNA da nitrato redutase (% do máximo) Tempo após a indução (h) Figura 13.4 Estimulação da atividade da nitrato redutase após a promoção da síntese do mRNA dessa enzima em partes aéreas e raízes de cevada; g, + grama de massa fresca. (De Kleinhofs et al., 1989.) Pas nas partes o 4 8 12 16 20 357 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos mente o nitrito gerado pela redução do nitrato (ver Equação 13.2) do citosol para o interior dos cloroplastos nas folhas e dos plastídios nas raízes. Nessas organelas, a enzima nitrito redutase reduz o nitrito a amônio, uma reação que envolve a transferência de seis elétrons, de acordo com a seguinte reação geral: $NO + 6\ Fd_{red} + 8H^+ > NH_4^+ + 6\ Fd_{ox} + 2H_2O$ (13.3)

onde o Fd representa a ferredoxina e os símbolos subscritos red e ox significam formas reduzida e oxidada, respectivamente. A ferredoxina reduzida deriva do transporte de elétrons da fotossíntese nos cloroplastos (ver Capítulo 7) e do NADPH gerado pela rota oxidativa das pentoses fosfato nos tecidos não clorofilados (ver Capítulo 12). Tanto os cloroplastos quanto os plastídios das raízes possuem diferentes formas da enzima, mas ambas as formas possuem dois grupos prostéticos: um grupo ferro-enxofre (Fe,S,) e um grupo heme especializado. Tais grupos atuam conjuntamente ligando-se ao nitrito e reduzindo-o diretamente a amônio. Embora nenhum composto nitrogenado seja acumulado no estado redox intermediário, uma porcentagem pequena (0,02-0,2%) do nitrito reduzido é liberada como óxido nitroso (N,0), um gás do efeito estufa. O fluxo de elétrons pela ferredoxina, Fe,S, e heme pode ser representado conforme a Figura 13.5. A nitrito redutase é codificada no núcleo e sintetizada no citoplasma, apresentando um peptídeo de trânsito no N-terminal que a direciona para os plastídios. Concentrações elevadas de NO, ou a exposição à luz induzem a transcrição do mRNA da nitrito redutase. A acumulação dos produtos finais desse processo — asparagina e glutamina — reprime essa indução. Raízes e partes aéreas assimilam nitrato Em muitas plantas, quando as raízes recebem quantidades pequenas de nitrato, este é reduzido, principalmente nesses órgãos. À medida que o suprimento de nitrato aumenta, uma proporção maior do nitrato absorvido é translocada para as partes aéreas, onde será assimilada. Mesmo sob condições similares de suprimento do nitrato, o equilíbrio do metabolismo desse nutriente entre a raiz e o caule — conforme indicado pela proporção da atividade da nitrato redutase em cada um dos dois órgãos ou pelas concentrações relativas do nitrato e do nitrogênio reduzido na seiva do xilema — varia 24 de espécie para espécie. Em espécies como o cardo (Xanthium strumarium), o metabolismo do nitrato é restrito às partes aéreas; em outras espécies, como o (1-4 1-ºB jouuuu) asejnpau ojeuu ep apepiany

358 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo Figura 13.5 Modelo do aco- Luz plamento do fluxo de elétrons da fotossíntese, via ferredoxina, com a redução do nitrito pela nitrito redutase. A enzima nitrito reduta- ; (e) a Gu Reações luminosas se possui dois grupos prostéticos, da fotossíntese Fe,S, e heme, que participam na redução do nitrito a amônio. tremoço-branco (Lupinus albus), a maior parte do nitrato é metabolizada nas raízes (Figura 13.6). Em geral, espécies nativas de regiões de clima temperado dependem mais intensamente da assimilação do nitrato pelas raízes que espécies de regiões tropicais e subtropicais. Assimilação do amônio As células vegetais evitam a toxicidade do amônio pela rápida conversão do amônio — gerado a partir da assimilação do nitrato ou da fotorrespiração (ver Capítulo 8) — em aminoácidos. A principal rota para essa conversão envolve as ações sequenciais da glutamina sintetase e da glutamato sintase. Nesta seção, são discutidos os processos enzimáticos que medeiam a assimilação do amônio em aminoácidos essenciais, além do papel das amidas na regulação do metabolismo do nitrogênio e do carbono. Cardo | Stellaria media | Trevo-branco Perilla fruticosa Aveia Milho Impatiens Girassol Cevada Feijoeiro 0] Fava Ervilha Rabanete Tremoço-branco l | | I I I I | | I] O 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 Nitrogênio nos exsudados do xilema (%) Nitrato Amidas E Aminoácidos [7] Ureídas Figura 13.6 Quantidades relativas de nitrato e outros compostos nitrogenados de exsudados do xilema de várias espécies vegetais. As plantas foram cultivadas com suas raízes expostas a soluções de nitrato, e a seiva do xilema foi coletada por rompimento do caule. Observe a presença de ureídas em feijoeiro e ervilha; somente leguminosas de origem tropical exportam nitrogênio em tais compostos. (De Pate, 1983.) Ferredoxina Hº (reduzida) NO," Nitrito N,0 FesS)) ————» Hem A (Feasa) Rials Óxido nitroso Nitrito redutase NH! Ferredoxina Amônio (oxidada) A conversão do amônio em aminoácidos requer duas enzimas A glutamina sintetase (GS) combina o amônio com o glutamato para formar a glutamina (Figura 13.74): Glutamato + NH, + ATP > glutamina + ADP + P, (13.4) Essa reação necessita da hidrólise de uma molécula de ATP e envolve um cátion bivalente, como Mg", Mn? ou Co", como um cofator. As plantas possuem duas classes de GS, uma no citosol e a outra nos plastídios das raízes ou nos cloroplastos das partes aéreas. As formas

citosólicas são expressas durante a germinação de sementes ou no sistema vascular das raízes e das partes aéreas, produzindo glutamina para o transporte do nitrogênio intracelular. A GS nos plastídios das raízes forma o nitrogênio amida que é consumido localmente, enquanto a GS dos cloroplastos das partes aéreas reassimila o NH,” da fotorrespiração. Tanto os níveis de carboidratos quanto os de luz alteram a expressão das formas dessa enzima presentes nos plastídios, mas apresentam pouco efeito nas formas citosólicas. Os níveis elevados de glutamina nos plastídios estimulam a atividade da glutamato sintase (conhecida como glutamina:2-oxoglutarato aminotransferase, ou GOGAT). Essa enzima transfere o grupo amida da glutamina para o 2-oxoglutarato, produzindo duas moléculas de glutamato (ver Figura 13.74). As plantas possuem dois tipos de GOGAT: um recebe elétrons do NADH, e o outro, elétrons da ferredoxina (Fd): Glutamina + 2-oxoglutarato + NADH + Hº > 2 glutamato + NAD* (13.5) Glutamina + 2-oxoglutarato + Fd,.q — 2 glutamato + Fd,, (13.6) A enzima do tipo NADH (NADH-GOGAT) está localizada nos plastídios de tecidos não fotossintetizantes, como raízes ou feixes vasculares de folhas em desenvolvimento. Nas raízes, a NADH-GOGAT está envolvida na assimilação do NH,* absorvido da rizosfera (porção do solo localizada próximo à superfície das raízes); nos feixes vasculares de folhas em desenvolvimento, a NADH-GOGAT assimila a glutamina translocada das raízes ou de folhas senescentes.

(A) pas Glutamina Glutamato COooH sintetase CooH COoH sintase COOH CcooH | S | | AT | | HC — NH, (cs) HC— NH, + C = 0 fan) HC (2) + HC— NH, | | | | | CH, CADPD CM CH, CH, CH, | + | | | | Amônio CH €) CH, CH > CH, CH | | | | | (ir) 5 Co (mo) co Cfr = | I I II I (o) o (o) (o (o) Glutamato Glutamina 2-oxoglutarato 2 glutamatos (8) Glutamato : Ee desidrogenase Rc Figura 13.7 Estrutura e rotas de (GDH) f ; aê 5 S TE (1) O síntese de compostos envolvidos no | Za Es | metabolismo do amônio. O amônio Amônio CH, CH > pode ser assimilado por um de vários e |naD(H] [NAD (CH, CH, processos. (A) Rota da GS-GOGAT | | que forma a glutamina e o glutamato. e Re É necessário um cofator reduzido para fo) o a reação: a ferredoxina (Fd) nas folhas á pe Eldisnist verdes e o NADH nos tecidos não foFORO Aa rato uramaro tossintetizantes. (B) Rota da GDH que (o) forma o glutamato, utilizando o NADH Aspartato ou o NADPH como agente redutor. (C) ME Fa aminotransferase a qe Transferência do grupo amino do gluHe (ND) O o fit) HC (tm) ic tamato para o oxalacetato para formar | | | | o aspartato (catalisado pela enzima asCH, CH, CH, CH, a ; I partato aminotransferase). (D) Síntese CH, c—o c—o CH > da asparagina pela transferência de um | | | | rupo aminoácido da glutamina para o = (07 jo) jo) Cfr o a ay I I aspartato (catalisado pela enzima aspa(o) (o) ragina sintetase). Glutamato Oxalacetato Aspartato 2-oxoglutarato D : 8) Asparagina COoH COOoH sintetase COOoH COooH | | (AS) | HC— NH, + HC— NH, >» HC—NH, + HC— NH; | | é a | | CH, CH, MP CH CH, | jáges cod | CH, ae í (149 CH, | | Cc— jo) jo) COR | | (o) (o) Glutamina Aspartato Asparagina Glutamato A glutamato sintase do tipo dependente de ferredoxina (Fd-GOGAT) é encontrada nos cloroplastos e age no metabolismo fotorrespiratório do nitrogênio. Tanto a quantidade da proteína quanto sua atividade aumentam com os níveis de luz. As raízes, em particular aquelas sob nutrição com nitrato, têm Fd-GOGAT nos plastídios. Provavelmente, a finalidade da Fd-GOGAT das raízes seja incorporar a glutamina gerada durante a assimilação do nitrato. Os elétrons para reduzir Fd nas raízes são gerados pela via oxidativa da pentose fosfato (ver Capítulo 12). O amônio pode ser assimilado por uma rota alternativa A glutamato desidrogenase (GDH) catalisa uma reação reversível que sintetiza ou desamina o glutamato (Figura 13.7B): 2-oxoglutarato + NH,* + NAD(P)H & glutamato +

H,O + NAD(P)* (13.7) Uma forma da GDH dependente de NADH é encontrada nas mitocôndrias, e uma forma dependente de NADPH ocorre

cloroplastos de órgãos fotossintetizantes. Embora ambas as formas sejam relativamente abundantes, elas não podem substituir a rota da GS-GOGAT para a assimilação do amônio, tendo como função principal desaminar o glutamato durante a realocação do nitrogênio (ver Figura 13.7). As reações de transaminação transferem o nitrogênio Uma vez assimilado em glutamina e glutamato, o nitrogênio é incorporado a outros aminoácidos por meio de reações de transaminação. As enzimas que catalisam tais reações são conhecidas como aminotransferases. Um exemplo é a aspartato aminotransferase (Asp-AT), que catalisa a seguinte reação (Figura 13.70): Glutamato + oxaloacetato — 2-oxoglutarato + aspartato (13.8) em que o grupo amino do glutamato é transferido para o grupo carboxila do oxalacetato. O aspartato é um aminoácido que participa do transporte malato-aspartato, do processo de transferência de equivalentes redutores das mitocôndrias e dos cloroplastos para o citosol (ver Tópico 12.5 na internet), bem como do transporte do carbono a partir das células do mesofilo até a bainha do feixe vascular no processo de fixação €, do carbono (ver Capítulo 8). Todas as reações de transaminação requerem o piridoxal fosfato (vitamina B6) como cofator. As aminotransferases são encontradas no citoplasma, nos cloroplastos, nas mitocôndrias, nos glioxissomos e nos peroxissomos. As aminotransferases localizadas nos cloroplastos podem desempenhar um papel importante na biossíntese dos aminoácidos, pois folhas ou cloroplastos isolados expostos ao dióxido de carbono marcado radiativamente incorporam rapidamente a marca em glutamato, aspartato, alanina, serina e glicina. A asparagina e a glutamina unem o metabolismo do carbono e do nitrogênio A asparagina, isolada pela primeira vez do aspargo em 1806, foi a primeira amida identificada. Esse aminoácido não atua apenas como um componente de proteínas, mas como um elemento-chave no transporte e no armazenamento do nitrogênio, devido à sua estabilidade e à alta razão nitrogênio:carbono (2 N para 4 C da asparagina, contra 2 N para 5 C da glutamina e 1 N para 5 C do glutamato). A principal rota para a síntese da asparagina envolve a transferência do nitrogênio amida da glutamina para aspartato (Figura 13.7D): Glutamina + aspartato + ATP — glutamato + asparagina + AMP + PP, (13.9) A asparagina sintetase (AS),

enzima que catalisa essa reação, é encontrada no citosol de células das folhas e das raízes e nos nódulos que fixam o nitrogênio (ver seção Fixação do nitrogênio por bactérias). Em raízes de milho (Zea mays), sobretudo aquelas sob níveis potencialmente tóxicos de amônia, o amônio pode substituir a glutamina como fonte do grupo amida. Níveis altos de luz e de carboidratos — condições que estimulam a GS e a Fd-GOGAT dos plastídios — inibem a expressão dos genes que codificam a AS e a atividade da enzima. A regulação antagônica dessas rotas competitivas auxilia no equilíbrio do metabolismo do carbono e do nitrogênio nos vegetais. As condições de ampla energia (i.e. com níveis altos de luz e de carboidratos) estimulam a GS (ver Equação 13.4) e a GOGAT (ver Equações 13.5 e 13.6) e inibem a AS; assim, elas favorecem a assimilação do nitrogênio em glutamina e em glutamato, compostos que são ricos em carbono e que participam da síntese de novos materiais vegetais. Por outro lado, condições limitadas de energia inibem a GS e a GOGAT, e estimulam a AS, favorecendo, portanto, a assimilação do nitrogênio em asparagina, um composto rico em nitrogênio e suficientemente estável para ser transportado a longas distâncias ou armazenado por muito tempo. Biossíntese de aminoácidos Os seres humanos e a maioria dos animais não conseguem sintetizar certos aminoácidos — como histidina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptofano, valina e arginina (no caso de seres humanos jovens; os adultos conseguem sintetizar a arginina) — tendo que obter esses aminoácidos, denominados essenciais, a partir da dieta. Por outro lado, as plantas sintetizam todos os 20 aminoácidos encontrados nas proteínas. O grupo amino contendo o nitrogênio, como discutido nas seções anteriores, é derivado de reações de transaminações com glutamina ou glutamato. O esqueleto de carbono dos aminoácidos é derivado do 3-fosfoglicerato, do fosfoenolpiruvato ou do piruvato gerados durante a glicólise, ou ainda do 2-oxoglutarato ou do oxalacetato formados no ciclo do ácido cítrico (Figura 13.8). Partes dessas rotas utilizadas para a síntese dos aminoácidos essenciais são alvos apropriados de herbicidas (como o Roundup, ver Capítulo 2), pois elas não estão presentes nos animais. Assim, substâncias que bloqueiam essas rotas são letais para as plantas, mas, em concentrações baixas, não causam danos aos animais. Fixação biológica do nitrogênio A fixação biológica representa a forma mais importante de fixar o nitrogênio atmosférico N, em amônio. Desse

modo, ela representa o ponto-chave do ingresso do nitrogênio molecular no ciclo biogeoquímico desse elemento (ver Figura 13.1). Nesta seção, são abordadas as reações simbióticas entre organismos fixadores de nitrogênio e plantas superiores; os nódulos, estruturas especializadas formadas nas raízes infectadas por bactérias fixadoras de nitrogênio; as interações genéticas e sinalizadoras que regulam a fixação do nitrogênio pelos procariotos simbióticos e por seus hospedeiros, e as propriedades das enzimas nitrogenases, responsáveis pela fixação do nitrogênio.

Figura 13.8 Cisteína Rotas biossintéticas Glicose dos esqueletos de | carbono dos 20 ami- E E ; noácidos-padrão. Glicina |

362 Unidadell e Bioquímica e Metabolismo TABELA 13.2 Exemplos de organismos que podem realizar a fixação do nitrogênio FIXAÇÃO SIMBIÓTICA DO NITROGÊNIO Planta hospedeira Leguminosas e Parasponia Simbiontes fixadores de N Azorhizobium, Bradyrhizobium, Mesorhizobium, Rhizobium, Sinorhizobium Actinorrízicas: Alnus (árvore), Ceanothus (arbusto), Frankia Casuarina (árvore), Datisca (arbusto) Gunnera Nostoc Azolla (pteridófita aquática) Anabaena Cana-de-açúcar Acetobacter Miscanthus Azospirillum FIXADORES DE NITROGÊNIO DE VIDA LIVRE Tipo Gêneros fixadores de N Cianobactérias (algas azuis) Outras bactérias Aeróbias Facultativas Anaeróbias Não fotossintetizantes Fotossintetizantes nalmente, vários tipos de bactérias fixadoras de nitrogênio estão associados com gramíneas C,, como cana-de-açúcar e Miscanthus. A fixação do nitrogênio necessita de condições microanaeróbias e anaeróbias Como a fixação do nitrogênio envolve o consumo de grandes quantidades de energia, as enzimas nitrogenases, que catalisam essas reações, possuem sítios que facilitam as trocas de alta energia dos elétrons. O oxigênio, sendo um forte aceptor de elétrons, pode danificar esses sítios e inativar irreversivelmente a nitrogenase. Assim, o nitrogênio deve ser fixado Células vegetativas Heterocisto er E Figura 13.10 Heterocisto presente em um filamento da cianobactéria Anabaena fixadora de nitrogênio, a qual forma associações com Azolla, uma pteridófita aquática. Os heterocistos com paredes espessadas, intercalados entre as células vegetativas, têm um ambiente interno anaeróbio que permite à cianobactéria fixar nitrogênio em condições aeróbias. Anabaena, Calothrix, Nostoc Azospirillum, Azotobacter, Beijerinckia, Derxia Bacillus, Klebsiella Clostridium, Methanococcus (arqueobactéria) Chromatium, Rhodospirillum sob condições anaeróbias. Cada organismo fixador de nitrogênio listado na Tabela 13.2 funciona sob condições naturais anaeróbias ou pode criar um ambiente anaeróbio interno (microanaeróbio), isolando-o do oxigênio atmosférico que o circunda. Nas cianobactérias, as condições de anaerobiose são criadas em células especializadas denominadas heterocistos (ver Figura 13.10). Os heterocistos são células com paredes espessadas que se diferenciam quando as cianobactérias filamentosas são privadas do NH, ”. Essas células perdem o fotossistema II, o fotossistema produtor de oxigênio (ver Capítulo 7). Dessa forma, elas não formam oxigênio. Os heterocistos

parecem representar uma adaptação para que ocorra a fixação do nitrogênio, sendo largamente encontrados entre as cianobactérias aeróbias fixadoras de nitrogênio. As cianobactérias conseguem fixar o nitrogênio em condições de anaerobiose, como aquelas encontradas em campos alagados. Nos países asiáticos, ambos os tipos de cianobactérias fixadoras de nitrogênio, com ou sem os heterocistos, representam o principal modo de manutenção de um suprimento adequado de nitrogênio nos solos de cultivo de arroz. Esses microrganismos fixam o nitrogênio quando os campos estão alagados e morrem quando os campos secam, liberando o nitrogênio fixado para o solo. Outra fonte importante de nitrogênio em campos alagados cultivados com arroz é a pteridófita aquática Azolla, a qual se associa à cianobactéria

TABELA 13.3 Associações entre plantas hospedeiras e rizóbios Planta hospedeira Parasponia (não leguminosa, antigamente chamada de Trema) Soja (Glycine max) Rizóbios simbiontes Bradyrhyzobium spp. Bradyrhyzobium japonicum (tipo com crescimento lento); Sinorhizobium fredii (tipo com crescimento rápido) Alfafa (Medicago sativa) Sesbania (aquática) Sinorhizobium meliloti Azorhizobium (forma nódulos nas raízes e no caule; no caule desenvolvem-se raízes adventícias) Feijoeiro (Phaseolus) Trevo (Trifolium) Ervilha (Pisum sativum) Aeschynomene (aquática) Rhizobium leguminosarum bv. phaseoli; R. tropicii; R. etli Rhizobium leguminosarum bv. trifolii Rhizobium leguminosarum bv. viciae Clado Bradyrhizobium fotossintetizante (rizóbios fotossinteticamente ativos, que formam nódulos no caule, provavelmente associados a raízes adventícias) Anabaena. A associação Azolla-Anabaena pode fixar 0,5 kg de nitrogênio atmosférico por hectare/dia, uma taxa de fertilização suficiente para manter uma lavoura mediana de arroz. As bactérias de vida livre, capazes de fixar nitrogênio, podem ser aeróbias, facultativas ou anaeróbias (ver Tabela 13.2, parte inferior). e Aeróbias: Bactérias aeróbias fixadoras de nitrogênio, como Azotobacter, mantêm concentração baixa de oxigênio (condições microaeróbias) por meio de suas altas taxas de respiração. Outras, como Gloeothece, liberam o O, fotossintético durante o dia e fixam o nitrogênio durante a noite, quando a respiração diminui os níveis do oxigênio. * Facultativas: Organismos facultativos são capazes de crescer sob condições aeróbias e anaeróbias, geralmente fixando o nitrogênio somente sob condições anaeróbias. * Anaeróbias obrigatórias: Bactérias que crescem em ambiente sem oxigênio, podendo ser fotossintetizantes (como Rhodospirillum) ou não fotossintetizantes (como Clostridium). A fixação simbiótica do nitrogênio ocorre em estruturas especializadas Alguns organismos procariotos simbiontes fixadores de nitrogênio ocorrem no interior de nódulos, órgãos especiais da planta hospedeira que envolvem as bactérias fixadoras (ver Figura 13.9). No caso do gênero Gunnera, esses órgãos ocorrem em glândulas do caule, que se desenvolvem independentemente do organismo simbionte. No caso das leguminosas e das plantas actinorrízicas, as bactérias fixadoras de nitrogênio induzem a formação de nódulos nas raízes. As gramíneas

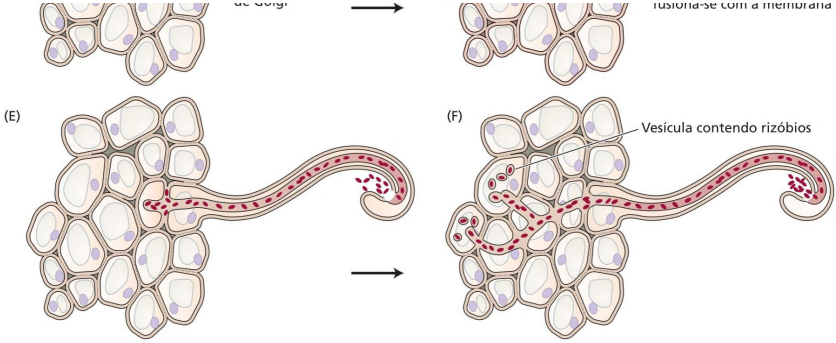
também podem desenvolver relações simbióticas com organismos fixadores de nitrogênio, mas, nessas associações, não são produzidos nódulos. Nesse caso, a bactéria fixadora de nitrogênio ancora-se na superfície da raiz, principalmente nas proximidades da zona de alongamento e nos pelos das raízes, ou vive como endófita, colonizando os tecidos da planta sem causar doença. Por exemplo, as bactérias fixadoras de nitrogênio Acetobacter diazotrophicus e Herbaspirillum spp. vivem no apoplasto dos tecidos do caule de cana-de-açúcar e podem suprir seu hospedeiro com cerca de 30% do nitrogênio necessário, reduzindo a necessidade de fertilizantes nitrogenados. Tem sido explorado o potencial das bactérias fixadoras de nitrogênio associadas e endofíticas para suplementar a nutrição nitrogenada em milho, arroz e outros grãos. No entanto, a diversidade das espécies de bactérias encontradas nas raízes e nos tecidos vegetais, bem como a variação das respostas dessas bactérias, têm impedido o progresso dessa abordagem. As plantas leguminosas e actinorrízicas regulam a permeabilidade aos gases em seus nódulos, mantendo um nível de oxigênio entre 20 e 40 nanomolar (nM) no interior do nódulo (cerca de 10 mil vezes menor que a concentração de equilíbrio na água). Esses níveis podem sustentar a respiração, mas são suficientemente baixos para evitar a inativação da nitrogenase. A permeabilidade gasosa aumenta na luz e decresce sob condições de seca ou exposição ao nitrato. O mecanismo que regula a permeabilidade aos gases ainda não é conhecido, mas pode envolver o influxo e o efluxo de íons potássio na célula infectada. Os nódulos contêm proteínas heme que se ligam ao oxigênio, denominadas leg-hemoglobinas. As leg-hemoglobinas são as proteínas mais abundantes nos nódulos, conferindo a elas uma cor rosada. Essas proteínas são cruciais para a fixação biológica do nitrogênio. As leg-hemoglobinas possuem uma alta afinidade pelo oxigênio (um K,, de aproximadamente 10 nM), cerca de 10 vezes maior que a cadeia 3 da hemoglobina humana. Embora se acreditasse que a leg-hemoglobina agisse como um tampão para o oxigênio do nódulo, estudos mais recentes indicam que ela armazena uma quantidade suficiente de oxigênio para a manutenção da respiração nodular por alguns segundos. Sua função é aumentar a taxa de transporte do oxigênio para a respiração das células bacterianas simbióticas, levando à redução substancial dos níveis

célula infectada. Para manter a respiração aeróbia sob essas condições, o bacterioide utiliza uma cadeia especializada de transporte de elétrons (ver Capítulo 12), na qual a oxidase terminal possui uma afinidade ainda mais alta pelo oxigênio do que aquela das leg-hemoglobinas (um K, de aproximadamente 7 nM). O estabelecimento da simbiose requer uma troca de sinais A simbiose entre as leguminosas e os rizóbios não é obrigatória. As plântulas de leguminosas desenvolvem-se sem qualquer associação com rizóbios e podem permanecer nessa condição durante todo o seu ciclo de vida. Os rizóbios também ocorrem como organismos de vida livre no solo. Entretanto, sob condições limitantes de nitrogênio, os simbiontes procuram uns aos outros, por meio de uma elaborada troca de sinais. A sinalização, o processo de infecção e o desenvolvimento de nódulos fixadores de nitrogênio envolvem genes específicos, tanto da planta hospedeira quanto dos simbiontes. Os genes vegetais específicos de nódulos são denominados genes nodulinos, enquanto os genes dos rizóbios participantes da formação dos nódulos são chamados de genes de nodulação (nod). Os genes nod são classificados como nod gerais ou nod hospedeiro-específicos. Os genes nod gerais — nodA, nodB e nodC — são encontrados em todas as cepas de rizóbios, enquanto os genes nod hospedeiro-específicos — como nodP, nodQ e nodH, ou nodF, nodE e nodL — diferem entre as espécies de rizóbios e determinam a faixa de hospedeiros (as plantas que podem ser infectadas). Somente um dos genes nod, o gene regulador nodD), é constitutivamente expresso e, como será explicado em detalhe, seu produto proteico (NodD) regula a transcrição de outros genes nod. O primeiro estágio no estabelecimento da relação simbiótica entre a bactéria fixadora de nitrogênio e seu hospedeiro é a migração da bactéria em direção às raízes da planta hospedeira. Essa migração é uma resposta quimiotática, mediada por atrativos químicos, em especial (iso)flavonoides e betaínas, secretados pelas raízes. Tais atrativos ativam a proteína do rizóbio NodD, a qual induz a transcrição de outros genes nod. A região promotora de todos os óperons nod, exceto a do nodD, possui sequências altamente conservadas chamadas de nod box. A ligação da NodD ativada ao nod box induz a transcrição de outros genes nod. Os fatores Nod produzidos por bactérias atuam como sinalizadores para a simbiose

Os genes nod ativados pela NodD codificam as proteínas de nodulação, cuja maioria está envolvida na biossíntese dos fatores Nod. Os fatores Nod são moléculas sinalizadoras oligossacarídeos de lipoquitina, que apresentam um esqueleto N-acetil-D-glicosamina com ligações B-(1 > 4) (variando em comprimento de 3 a 6 unidades de açúcar) e uma cadeia de ácido graxo na posição C-2 do açúcar não redutor (Figura 13.11). Três dos genes nod (nodA, nodB e nodC) codificam as enzimas (NodA, NodB e NodC, respectivamente) necessárias à síntese dessa estrutura básica: 1. A NodA é uma N-aciltransferase que catalisa a adição da cadeia acil lipídica. 2. A NodB é uma quitina oligossacarídeo desacetilase que remove o grupo acetil de um açúcar terminal não redutor. 3. A NodC é uma quitina oligossacarídeo sintase que liga os monômeros de N-acetil-D-glicosamina. Os genes nod hospedeiro-específicos que variam entre as espécies de rizóbios estão envolvidos na modificação da cadeia acil lipídica ou na adição de grupos importantes na determinação da especificidade do hospedeiro: e NodE e NodF determinam o comprimento e o grau de saturação da cadeia acil lipídica; aquelas de Rhizobium leguminosarum bv. viciae e R. meliloti resultam na síntese de grupos acil lipídicos de 18:4 e 16:2, respectivamente. (Ver Capítulo 12; o número antes dos dois pontos indica o número total de carbonos da cadeia acil lipídica, e o número após os dois pontos indica o número de ligações duplas.) e Outras enzimas, como NodL, influenciam a especificidade do hospedeiro aos fatores Nod por meio da adição de substituições específicas nas porções dos açúcares redutores ou não redutores do esqueleto de quitina. Uma leguminosa hospedeira em particular responde a um fator Nod específico. Os receptores de leguminosas para os fatores Nod são proteínas quinase com domínio extracelular LysM de ligação ao açúcar (o motivo lisina é um módulo proteico amplamente distribuído; originalmente identificado em enzimas que degradam paredes celulares bacterianas, presente também em muitas outras proteínas) nos pelos da raiz. Os fatores Nod ativam esses domínios, induzindo oscilações nas concentrações de íons cálcio livres na região nuclear das células da epiderme da raiz. O reconhecimento da oscilação dos íons cálcio necessita de uma proteína quinase dependente de calmodulina/ Hidrogênio, sulfato, fucose ou 2-O-metilfucose | [o) / CH,0H CH,0H CH, [o) (o) [o) HO o o [o dá Hidrogênio HO Pi HO i HO) ou glicerol Ácido graxo é =0 i =0 cH CH 5) n 3 Figura 13.11 Os fatores Nod são oligossacarídeos

de lipoquitina. A cadeia de ácido graxo apresenta normalmente de 16 a 18 carbonos. O número de seções intermediárias repetidas (n) em geral é dois ou três. (De Stokkermans et al., 1995.)

íons cálcio (CaMK, calmodulin-dependent protein kinase) que está associada a uma proteína com função desconhecida, denominada CYCLOPS. Após a célula da epiderme ter reconhecido a oscilação continuada dos íons cálcio, o regulador de transcrição responsivo ao fator Nod associa-se diretamente a promotores de genes induzidos por fator Nod. O processo global, conectando a percepção do fator Nod no nível da membrana plasmática a alterações da expressão gênica no núcleo, é denominado rota simbiótica, devido ao compartilhamento de elementos com o processo pelo qual os fungos micorrízicos arbusculares interagem com seus hospedeiros (ver Capítulos 5 e 23). A formação do nódulo envolve fitormônios Os dois processos — infecção e organogênese do nódulo — ocorrem simultaneamente durante a formação do nódulo da raiz. Os rizóbios em geral infectam os pelos das raízes liberando, inicialmente, fatores Nod que induzem um pronunciado enrolamento das células desses pelos (Figura 13.12A e B). Os rizóbios tornam-se envolvidos por um pequeno com(A) Pelo da raiz Rizóbios o". Canal de infecção Complexo de Golgi 365 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos Figura 13.12 Processo de infecção durante a organogênese do nódulo. (A) Os rizóbios ligam-se a um pelo emergente da raiz, em resposta a atrativos químicos liberados pela planta. (B) Em resposta aos fatores produzidos pelas bactérias, o pelo da raiz exibe um enrolamento anormal, e as células dos rizóbios crescem dentro dos enrolamentos. (C) A degradação localizada da parede celular do pelo da raiz leva à infecção e à formação do canal de infecção a partir das vesículas secretoras do Golgi das células da raiz. (D) O canal de infecção atinge a extremidade da célula, e sua membrana fusiona-se com a membrana plasmática da célula do tricoma da raiz. (E) Os rizóbios são liberados no apoplasto e penetram no complexo da lamela média para a membrana plasmática da célula subepidérmica, iniciando um novo canal de infecção, que forma um canal aberto com o primeiro. (F) O canal de infecção estende-se e ramifica-se até atingir as células-alvo, onde as vesículas compostas de membranas vegetais que envolvem as células bacterianas são liberadas no citosol. . —. Crescimento por enrolamento A membrana do canal de infecção fusiona-se com a membrana celular


(E)
(F)
Vesícula contendo rizóbios

 partimento formado pelo enrolamento. A parede celular do pelo também é degradada nessas regiões em resposta aos fatores Nod, permitindo às células bacterianas o acesso direto à superfície externa da membrana plasmática. A próxima etapa é a formação de um canal de infecção (Figura 13.12C), uma extensão interna tubular da membrana plasmática, que é produzida pela fusão de vesículas derivadas do Golgi no local da infecção. O canal cresce em seu ápice pela fusão de vesículas secretoras na extremidade do tubo. Na região mais profunda do córtex, próximo ao xilema, as células corticais desdiferenciam-se e iniciam a divisão, formando uma área distinta no córtex, denominada primórdio nodular, a partir da qual o nódulo irá se desenvolver. Os primórdios nodulares são formados em posição oposta aos polos do protoxilema do sistema vascular da raiz (ver Tópico 13.1 na internet). Compostos de sinalização diferentes, atuando positiva ou negativamente, controlam o desenvolvimento dos primórdios modulares. Os fatores Nod ativam a sinalização localizada da citocinina no córtex e periciclo da raiz, levando à supressão localizada do transporte polar da auxina, o qual estimula a divisão celular e induz a morfogênese do nódulo. O etileno é sintetizado na região do periciclo, difunde-se para o córtex e bloqueia a divisão celular em posição oposta aos polos de floema da raiz. O canal de infecção, preenchido pelos rizóbios em proliferação, alonga-se através do pelo da raiz e das camadas de células corticais em direção ao primórdio nodular. Quando o canal de infecção atinge as células especializadas do primórdio nodular, sua extremidade fusiona-se com a membrana plasmática de uma célula hospedeira e penetra no citoplasma (Figura 13.12D). Subsequentemente, as células bacterianas são liberadas no citoplasma circundadas pela membrana plasmática da célula hospedeira, resultando na formação de uma organela denominada simbiossomo. A ramificação do canal de infecção no interior do nódulo permite que a bactéria infecte muitas células (Figura 13.12E e F). Inicialmente, as bactérias no interior do simbiossomo continuam a se dividir, e a membrana que as envolve (também denominada membrana bacterioide) aumenta em área de superfície para acomodar esse crescimento, fusionando-se com pequenas vesículas. Logo após, a partir de um sinal indeterminado da planta, as bactérias param de se dividir e começam a se diferenciar em

bacterioides fixadores de nitrogênio. Ferredoxina,| Figura 13.13 Reação catalisada pela nitrogenase. A ferredoxina reduz a Fe-proteína. Acredita-se que a ligação e a hidrólise do ATP à Fe-proteína provoquem uma mudança na conformação dessa proteína, o que facilita as reações redox. A Fe-proteína reduz a MoFe-proteína, e essa última reduz o N;. (De Dixon e Wheeler, 1986; Buchanan et al., 2000.) Ferredoxinared O nódulo como um todo desenvolve características semelhantes a um sistema vascular (que facilita a troca de nitrogênio fixado produzido pelos bacterioides por nutrientes disponibilizados pela planta) e uma camada de células para excluir o O, do interior do nódulo da raiz. Em algumas leguminosas de clima temperado (p. ex., ervilhas), os nódulos são alongados e cilíndricos devido à presença de um meristema nodular. Os nódulos de leguminosas tropicais, como soja e amendoim, não apresentam um meristema persistente, além de serem esféricos. O complexo da enzima nitrogenase fixa o N, A fixação biológica do nitrogênio, semelhante à fixação industrial do nitrogênio, produz amônia a partir do nitrogênio molecular. A reação geral é: N, + 8e + 8H' + 16ATP > 2 NH, + H, + 16 ADP + 16P, (13.10) Observe que a redução do N, a 2 NH,, uma transferência de seis elétrons, está acoplada à redução de dois prótons para formar H,. O complexo da enzima nitrogenase catalisa essa reação. O complexo da enzima nitrogenase pode ser separado em dois componentes — a Fe-proteína e a MoFe-proteína —, nenhum dos quais com atividade catalítica própria (Figura 13.13): * A Fe-proteína é o menor dos dois componentes e tem duas subunidades idênticas que variam em massa de 30 a 72 kDa cada, dependendo da espécie de bactéria. Cada subunidade possui um grupo ferro-enxofre (4 Fe e 4S”), que participa nas reações redox envolvidas na conversão do N, em NH,. A Fe-proteína é irreversivelmente inativada por O, com uma meia-vida típica de 30 a 45 segundos. * A MoFe-proteína tem quatro subunidades, com massa molecular total de 180 a 235 kDa, dependendo da espécie bacteriana. Cada subunidade apresenta dois grupos Mo-Fe-S. A MoFe-proteína é também inativada pelo O,, com uma meia-vida de 10 minutos no ar. Complexo da enzima nitrogenase MorFe-proteína Fe-proteína Produtos | 2NHy Ho Substrato N,, 8 H+

TABELA 13.4 Reações catalisadas pela nitrogenase N; — NH; Fixação do nitrogênio molecular NO > N, + H,0 Redução do óxido nitroso Ny > N; + NH; Redução da azida CH, > GH, Redução do acetileno 2H* > H, Produção do H, ATP > ADP + P, Atividade hidrolítica do ATP Na reação geral de redução do nitrogênio (ver Figura 13.13), a ferredoxina atua como um doador de elétrons para a Fe-proteína, que, por sua vez, hidrolisa ATP e reduz a MoFe-proteína. A MoFe-proteína pode, então, reduzir inúmeros substratos (Tabela 13.4), embora, sob condições naturais, ela reaja somente com N, e H*. Uma das reações catalisadas pela nitrogenase, a redução do acetileno a etileno, é usada para estimar a atividade da nitrogenase (ver Tópico 13.2 na internet). O balanço energético da fixação do nitrogênio é complexo. A produção de NH, a partir de N, e H, é uma reação exergônica (para uma discussão das reações exergônicas, ver Apêndice 1 na internet), com um AG" (mudança na energia livre) de -27 kJ mol". Entretanto, a produção industrial de NH, a partir de N, e H, é endergônica, demandando um grande aporte de energia devido à energia de ativação necessária para quebrar a ligação tripla do N,. Pela mesma razão, a redução enzimática do N, pela nitrogenase também requer um grande investimento de energia (ver Equação 13.10), embora as mudanças exatas na energia livre ainda sejam desconhecidas. Cálculos baseados no metabolismo de carboidrato de leguminosas indicam que a planta respira 9,3 moles de CO, por mol de N; fixado. Com base na Equação 13.10, o AG" para a reação geral da fixação biológica do nitrogênio é de cerca de -200 kJ mol". Visto que a reação total é altamente exergônica, a produção de amônio é limitada pelo lento funcionamento (o número de moléculas de N, reduzido por unidade de tempo é de cerca de 5 5") do complexo nitrogenase. Para compensar essa velocidade lenta de reciclagem, o bacterioide sintetiza grandes quantidades de nitrogenase (representando até 20% do total das proteínas na célula). Sob condições naturais, quantidades substanciais de Hº são reduzidas ao gás H,. Esse processo pode competir H | EN SN H OC — NR e A SI o €—C—0H D c-O-c: ENC NÍ | | É | 2 TR jo) H (o) O o H o Ácido alantoico Alantoína | H;N—C Por esi UoSR Rio E CooH 367 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos com a redução do N; pelos elétrons da nitrogenase. Nos rizóbios, 30 a 60% da energia fornecida para a nitrogenase podem ser perdidos como H,,

diminuindo a eficiência da fixação do nitrogênio. Alguns rizóbios, entretanto, contêm hidrogenase, uma enzima que pode clivar o H, formado e gerar elétrons para a redução do N,, aumentando, assim, a eficiência da fixação de nitrogênio. Amidas e ureídas são formas de transporte do nitrogênio Os procariotos simbióticos fixadores de nitrogênio liberam amônia, que, para evitar a toxicidade, deve ser rapidamente convertida em formas orgânicas nos nódulos da raiz, antes de ser transportada via xilema para a parte aérea. As leguminosas fixadoras de nitrogênio podem ser classificadas como exportadoras de amidas ou exportadoras de ureídas, dependendo da composição da seiva do xilema. As amidas (principalmente os aminoácidos asparagina ou glutamina) são exportadas por leguminosas de regiões temperadas, como ervilha (Pisum), trevo (Trifolium), fava (Vicia) e lentilha (Lens). As ureídas são exportadas por leguminosas de origem tropical, como a soja (Glycine), o feijoeiro (Phaseolus), o amendoim (Arachis) e a ervilha-do-sul (Vigna). As três ureídas principais são alantoína, ácido alantoico e citrulina (Figura 13.14). A alantoína é sintetizada nos peroxissomos a partir do ácido úrico, enquanto o ácido alantoico é sintetizado no retículo endoplasmático a partir da alantoína. O local de síntese da citrulina a partir do aminoácido ornitina ainda não foi determinado. Os três compostos são, por fim, liberados no xilema e transportados para a parte aérea, onde são rapidamente catabolizados a amônio. Esse amônio entra na rota de assimilação já descrita. Assimilação do enxofre O enxofre está entre os elementos mais versáteis dos organismos vivos. As pontes dissulfeto nas proteínas possuem funções estruturais e reguladoras (ver Capítulo 8). O enxofre participa do transporte de elétrons pelos grupos ferro-enxofre (ver Capítulos 7 e 12). Os sítios catalíticos de várias enzimas e coenzimas, como urease e coenzima A, contêm enxofre. Os metabólitos secundários (compostos que não estão envolvidos nas rotas primárias de crescimento e de desenvolvimento) que contêm enxofre variam Figura 13.14 Principais ureídas | E utilizadas para transportar nitrogênio a partir dos locais de fixação para os locais onde será desaminado, fornecendo nitrogênio para a síntese de aminoácidos e nucleosídeos. NH, Citrulina

fatores Nod dos rizóbios, discutidos na seção anterior, ao antisséptico aliina encontrado no alho e ao anticarcinogênico sulforafano, presente no brócolis. A versatilidade do enxofre deriva, em parte, da propriedade que apresenta em comum com o nitrogênio: múltiplos estados estáveis de oxidação. Nesta seção, são discutidas as etapas enzimáticas que participam da assimilação do enxofre e as reações bioquímicas que catalisam a redução do sulfato em dois aminoácidos contendo enxofre, cisteína e metionina. O sulfato é a forma do enxofre transportado nos vegetais A maior parte do enxofre nas células de plantas superiores deriva do sulfato (SO?) transportado via um transportador de H'-SO," do tipo simporte (ver Capítulo 6), a partir da solução do solo. O sulfato no solo é predominantemente oriundo do intemperismo da rocha matriz. No entanto, a industrialização acrescenta uma fonte adicional de sulfato: a poluição atmosférica. A queima de combustíveis fósseis libera várias formas de enxofre gasoso, incluindo dióxido de enxofre (SO,) e sulfeto de hidrogênio (H,S), os quais são levados para o solo pela chuva. Na fase gasosa, o dióxido de enxofre reage com o radical hidroxila e o oxigênio, formando o trióxido de enxofre (SO,). O SO, dissolve-se na água e torna-se ácido sulfúrico (H,SO,), um ácido forte, que é a principal fonte de chuva ácida. As plantas conseguem metabolizar o dióxido de enxofre, que é absorvido na forma gasosa pelos estômatos. Entretanto, exposições prolongadas (mais de 8 horas) às altas concentrações atmosféricas do SO, (superiores a 0,3 ppm) causam extensos danos aos tecidos, devido à formação do ácido sulfúrico. A assimilação do sulfato requer a redução do sulfato a cisteína As primeiras etapas na síntese de compostos orgânicos contendo enxofre envolvem a redução do sulfato e a síntese do aminoácido cisteína (Figura 13.15). O sulfato é muito estável e, portanto, necessita ser ativado antes que quaisquer reações subsequentes possam ocorrer. A ativação inicia com Figura 13.15 Estrutura e rotas metabólicas dos compostos envolvidos na assimilação do enxofre. A enzima ATP-sulforilase cliva o pirofosfato do ATP e o substitui pelo sulfato. O sulfeto é produzido a partir do APS por reações que envolvem a redução pela glutationa e ferredoxina. O sulfeto reage com a O-acetilserina formando cisteína. Fd, ferredoxina; GSH, glutationa reduzida; GSSG, glutationa oxidada. o E II Sulfotransferase Adenina

CH—0—P — >R | | H "7 o R-OH | 3"-Fosfoadenilato oH E O 3'-fosfoadenosina-5'-fosfossulfato (PAPS) Metabólito O-sulfatado CH, APS-quinase NH ai ATR- APS-sulfo- Cc=0 APS- Sulfito - -sulforilase transferase -redutase redutase o Soy) Adenina >H—C—CH—S >s — Sulfato (9) H GSH 5-AMP NH GSH GSSG 6Fdrea 6Fdox OH OH Ea o Sulfito Sulfeto Pirofosfatase HO CH, inorgânico 2 CH, Adenosina-5'-fosfossulfato (APS) 28) HaN*— C—H coo" S-sulfoglutationa Serina- Acetato -acetiltransferase = RE HO — CH; —CH — COOH > CH;—C—O—CH,—CH — CoOH > SH —CH;— CH — COOH | FT Ss II | O-acetilserina- | NH> Acetil-CoA CoA jo) NH, -(tiol)liase NH, Serina O-acetilserina Cisteína

a reação entre o sulfato e o ATP, para formar adenosina-5"-fosfossulfato (APS) e pirofosfato (PP) (ver Figura 13.15): SO," + ATP > APS + PP, (13.11) A enzima que catalisa essa reação, a ATP-sulfurilase, apresenta duas formas: A principal é encontrada nos plastídios, e a outra, no citoplasma. A reação de ativação é energeticamente desfavorável. Para levar essa reação adiante, os produtos APS e PP, devem ser convertidos de imediato em outros compostos. O PP, é hidrolisado a fosfato inorgânico (P;) pela pirofosfatase inorgânica, de acordo com a seguinte reação: PP, +HO>S2P, (13.12) O outro produto, APS, é rapidamente reduzido ou fosforilado, sendo a redução a rota predominante. A redução de APS é um processo de múltiplas etapas que ocorre exclusivamente nos plastídios. De início, a APS-redutase aparentemente transfere dois elétrons da glutationa reduzida (GSH) para produzir sulfito (607): APS +2 GSH > SO; +2 H' + GSSG + AMP (13.13) onde GSSG representa a glutationa oxidada. (O SH da GSH e o SS da GSSG representam as pontes S-H e S-s, respectivamente.) A seguir, a sulfito redutase transfere seis elétrons da ferredoxina (Fd,.4), produzindo sulfeto (S"): SO; +6Fd.q—S +6Fd, (13.14) O sulfeto resultante, então, reage com O-acetilserina (OAS), formando cisteína e acetato. A O-acetilserina, que reage com o S", é formada principalmente nas mitocôndrias a partir de uma reação catalisada pela serina acetiltransferase: Serina + acetil-CoA — OAS + CoA (13.15) O citoplasma produz a maior parte da cisteína da célula por uma reação catalisada pela OAS-(tiol)liase: OAS + S" — cisteína + acetato (13.16) A fosforilação de APS, localizada no plastídio e no citosol, é a rota alternativa. Inicialmente, a APS-quinase catalisa a reação de APS com ATP, formando 3'-fosfoadenosina-5"-fosfossulfato (PAPS): APS + ATP > PAPS + ADP (13.17) As sulfotransferases no citoplasma, então, podem transferir o grupo sulfato de PAPS para vários compostos, incluindo colina, brassinosteroides, flavonol, ácido gálico glicosídeo, glicosinolatos, peptídeos e polissacarídeos. A assimilação do sulfato ocorre principalmente nas folhas A redução do sulfato à cisteína altera o número de oxidação do enxofre de +6 para —2, necessitando, assim, da transferência de oito elétrons. A glutationa, a ferredoxina, o NAD(P)H ou a O-acetilserina podem atuar como doadores 369 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos de elétrons em várias etapas da rota metabólica (ver Figura 13.15). Em

Arabidopsis, todas as enzimas da assimilação do sulfato — com exceção da sulfito redutase e das enzimas que catalisam a síntese da glutationa reduzida — são codificadas por pequenas famílias multigênicas. Contudo, ainda não está claro se isso é uma redundância funcional ou se todos os genes possuem uma função ou localização específica. Na assimilação do enxofre, as folhas em geral são muito mais ativas que as raízes, provavelmente porque a fotossíntese fornece a ferredoxina reduzida e a fotorrespiração gera a serina, que pode estimular a produção da O-acetilserina (ver Capítulo 8). O enxofre assimilado nas folhas é exportado via floema para os locais de síntese proteica (frutos e ápices de caules e raízes), sobretudo na forma de glutationa: Glicina Cisteína Glutamato Glutationa reduzida A glutationa também atua como um sinal que coordena o transporte do sulfato nas raízes e a assimilação desse nutriente na parte aérea. A metionina é sintetizada a partir da cisteína A metionina, outro aminoácido contendo enxofre encontrado nas proteínas, é sintetizada nos plastídios a partir da cisteína (para mais detalhes, ver Tópico 13.3 na internet). Após as sínteses da cisteína e da metionina, o enxofre pode ser incorporado às proteínas e a diversos outros compostos, como a acetil-CoA e a S-adenosilmetionina. Esse último composto é importante para a síntese do etileno (ver Capítulo 15) e em reações envolvendo a transferência de grupos metil, como na síntese da lignina (ver Capítulo 23). Assimilação do fosfato O fosfato (HPO,?) na solução do solo é rapidamente absorvido pelas raízes das plantas mediante um transportador de H'-HPO,? do tipo simporte (ver Capítulo 6) e incorporado a uma diversidade de compostos orgânicos, incluindo açúcares fosfato, fosfolipídeos e nucleotídeos.

370 Unidadell +« Bioquímica e Metabolismo O principal ponto de entrada do fosfato nas rotas de assimilação ocorre durante a formação do ATP, a molécula de energia da célula. Na reação geral desse processo, o fosfato inorgânico é adicionado ao segundo grupo fosfato do difosfato de adenosina para formar a ligação éster fosfato. Nas mitocôndrias, a energia para a síntese do ATP é proveniente da oxidação do NADH ou do succinato pela fosforilação oxidativa (ver Capítulo 12). A síntese do ATP também é acionada pela fosforilação dependente da luz ocorrente nos cloroplastos (ver Capítulo 7). Além dessas reações que ocorrem nas mitocôndrias e nos cloroplastos, aquelas que acontecem no citosol, como a glicólise, também assimilam fosfato. A glicólise incorpora o fosfato inorgânico no ácido 1,3-difosfoglicérico, formando um grupo acil fosfato de alta energia. Esse fosfato pode ser doado para o ADP para formar o ATP em uma reação de fosforilação em nível de substrato (ver Capítulo 12). Uma vez incorporado ao ATP o grupo fosfato pode ser transferido mediante muitas reações diferentes, formando vários compostos fosforilados encontrados nas células das plantas superiores. Assimilação de cátions Os cátions absorvidos pelas células vegetais formam complexos com compostos orgânicos. Nesses compostos, o cátion se torna ligado ao complexo por ligações não covalentes (para discussão das ligações não covalentes, ver Apêndice 1 na internet). As plantas assimilam macronutrientes catiônicos como potássio, magnésio e cálcio, além de micronutrientes catiônicos — cobre, ferro, manganês, cobalto, sódio e zinco. Nesta seção, são discutidas as ligações eletrostáticas e de valência coordenada, as quais medeiam a assimilação de vários cátions que as plantas utilizam como nutrientes, e (8) CooH CcooH a | HC— OH HC— O! Co > | out Hc — OH HC — OH | | CooH CcooH Ácido tartárico Complexo cobre-ácido tartárico as exigências especiais para a absorção do ferro pelas raízes e sua subsequente assimilação nas plantas. Os cátions formam ligações não covalentes com compostos de carbono As ligações não covalentes formadas entre os cátions e os compostos de carbono são de dois tipos: ligações de valência coordenada e ligações eletrostáticas. Na formação de um complexo de valência coordenada, vários átomos de oxigênio ou nitrogênio de um composto de carbono doam elétrons não compartilhados para formar uma ligação com o nutriente catiônico. Como consequência, a carga positiva do cátion

é neutralizada. As ligações de valência coordenada em geral formam-se entre cátions polivalentes e compostos de carbono — por exemplo, complexos entre o cobre e o ácido tartárico (Figura 13.16A) ou entre íons magnésio e a clorofila a (Figura 13.16B). Os nutrientes que são assimilados como complexo de valência coordenada incluem o cobre, o zinco, o ferro e o magnésio. Os íons cálcio também podem formar comFigura 13.16 Exemplos de complexos de valência coordenada. Os complexos de valência coordenada são formados quando os átomos de oxigênio ou nitrogênio, de um composto de carbono, doam pares de elétrons não compartilhados (representados por pontos) para formar uma ligação com o cátion. (A) ons cobre compartilham elétrons com os oxigênios das hidroxilas do ácido tartárico. (B) Íons magnésio compartilham elétrons com os átomos de nitrogênio da clorofila a. As linhas tracejadas representam as ligações de valência coordenada entre elétrons não compartilhados dos átomos de nitrogênio e do cátion magnésio. (C) Modelo de “caixa de ovos” da interação do ácido poligalacturônico, o principal constituinte das pectinas nas paredes celulares, e dos íons cálcio. À direita, está representada, de forma aumentada, a formação de um complexo de valência coordenada entre um único íon cálcio e os oxigênios das hidroxilas dos resíduos do ácido galacturônico. (De Rees, 1977.) (B) H)C= =CH CH; Cadeia do ácido poligalacturônico Os íons cálcio são mantidos nos espaços entre duas cadeias do ácido poligalacturônico. | Ha9C900C OCHs Clorofila a Considera-se que a maior parte do cálcio . da parede celular esteja co, ligada desta forma. (o) — o Ácido poligalacturônico

(A) Cátion monovalente COooH coo” o E Rá Nisa cm; 2H* cm; ni Dissociação do H* a Ácido málico Malato plexos de valência coordenada com o ácido poligalacturônico das paredes celulares (Figura 13.160). As ligações eletrostáticas são formadas devido à atração de um cátion carregado positivamente por um grupo carregado negativamente, como o carboxilato (—COOM), em um composto de carbono. Ao contrário da situação das ligações coordenadas, o cátion em uma ligação eletrostática mantém sua carga positiva. Os cátions monovalentes, como o íon potássio, podem formar ligações eletrostáticas com os grupos carboxílicos de muitos ácidos orgânicos (Figura 13.17A). Entretanto, grande parte dos íons potássio acumulados pelas células vegetais e que atuam na regulação osmótica e na ativação enzimática permanece no citosol e nos vacúolos como íons livre. Os íons divalentes, como o cálcio, formam ligações eletrostáticas com os pectatos (Figura 13.17B) e os grupos carboxílicos dos ácidos poligalacturônicos (ver Capítulo 14). Em geral, íons catiônicos como o magnésio e o cálcio são assimilados pela formação de complexos de valência coordenada e de ligações eletrostáticas com aminoácidos, fosfolipídeos e outras moléculas carregadas negativamente. As raízes modificam a rizosfera para absorver o ferro O ferro é importante nas proteínas ferro-enxofre (ver Capítulo 7) e como catalisador em reações redox mediadas por enzimas (ver Capítulo 5), como aquelas do metabolismo do nitrogênio inicialmente discutidas. As plantas obtêm o ferro do solo, onde ele está presente primordialmente como (A) (B) Processo | (ervilha, tomate, soja) 371 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos (B) Cátion divalente co Processo Il (cevada, milho, aveia) >» HCOH ad Sa | - ” df o (o) 2k* CH, radio ” | Gate Formação do complexo coo-kt Potássio malato c c Cálcio pectato Figura 13.17 | Exemplos de complexos eletrostáticos (iônicos). (A) O cátion K* monovalente e o malato formam o complexo potássio malato. (B) O cátion divalente Ca?* e o pectato formam o complexo cálcio pectato. Os cátions divalentes podem formar ligações cruzadas entre as bordas paralelas que possuem grupos carboxila negativamente carregados. As ligações cruzadas do cálcio exercem um papel estrutural nas paredes celulares. ferro férrico (Fe), em óxidos como Fe(OH)*, Fe(OH), e Fe(OH),. Em pH neutro, o ferro férrico é altamente insolúvel. Para que quantidades suficientes do ferro sejam absorvidas da solução do

solo, as raízes desenvolveram vários mecanismos que aumentam sua solubilidade e, assim, sua disponibilidade (Figura 13.18). Esses mecanismos incluem: e Acidificação do solo, fazendo aumentar a solubilidade do ferro férrico, seguida pela redução do ferro férrico para a forma ferrosa (Fe?"), mais solúvel. e Liberação de compostos que formam complexos solúveis e estáveis com o ferro. Lembre-se do Capítulo 5, no qual esses compostos são chamados de quelantes do ferro (ver Figura 5.3). Em geral, as raízes acidificam o solo ao seu redor. Elas exsudam prótons durante a absorção e a assimilação dos cátions, em especial amônio, e liberam compostos orgãnicos, como os ácidos málico e cítrico, que aumentam a disponibilidade do ferro e do fosfato (ver Figura 5.5). A deficiência de ferro estimula a extrusão de prótons peFigura 13.18 Consideram-se dois pro; cessos para a absorção de ferro nas plantas. Pa. Partícula ro ue dEtsalo Sideróforo < (A) Processo comum nas dicotiledôneas, Dr, como ervilha, tomate e soja. Os quelantes E incluem compostos orgânicos, como ácido = dBm AG Fe?" sideróforo málico, ácido cítrico, fenóis e ácido piscíae NOK dico. (B) Processo comum nas gramíneas / + : : 4 so sseqis inus SE" + NAD como cevada, milho e aveia. Após a excreDegradação Troca ção do sideróforo pela gramínea e a retirada de ligante do ferro de partículas do solo, o complexo Fe2+ Fe2+ , 7 pode ser degradado e liberar o ferro para Exterior Interior Exterior Interior o solo, trocar o ferro por outro ligante ou Membrana Membrana ser transportado para o interior da raiz. (De plasmática plasmática Guerinot e Yi, 1994.)

Além disso, as membranas plasmáticas da raiz contêm uma enzima, a ferro quelato redutase, que reduz o ferro férrico (Fe?) à forma de ferro ferroso (Fe?", em que o NADH ou o NADPH do citosol servem como doadores de elétrons (ver Figura 13.184). A atividade dessa enzima aumenta sob condições de deficiência de ferro. Vários compostos secretados pelas raízes formam quelatos estáveis com o ferro. Os exemplos incluem o ácido málico, o ácido cítrico, os fenólicos e o ácido piscídico. As gramíneas produzem uma classe especial de quelantes de ferro denominada sideróforos. Os sideróforos são constituídos por aminoácidos não encontrados nas proteínas, como o ácido mugineico, por exemplo, e formam complexos estáveis com o Fe?*. As células das raízes das gramíneas possuem sistemas de transporte de sideróforo-Fe?* em suas membranas plasmáticas, que carregam o quelato para o interior do citoplasma. Sob deficiência de ferro, as raízes das gramíneas liberam mais fitossideróforos no solo e aumentam a capacidade do sistema de transporte do sideróforo-Fe"* (ver Figura 13.18B). Cátions de ferro formam complexos com carbono e fosfato Após a absorção de cátion ferro ou um ferro quelato pelas raízes, eles são oxidados à forma férrica e translocados, em sua maior parte, para as folhas, na forma de complexos eletrostáticos com citrato ou com nicotianamina. Uma vez nas folhas, o cátion ferro passa por uma importante reação de assimilação, por meio da qual ele é inserido na porfirina, a qual é precursora do grupo heme, encontrado nos citocromos localizados nos cloroplastos e nas mitocôndrias (ver Capítulo 7). Essa reação é catalisada pela enzima ferroquelatase (Figura 13.19). A maior parte do ferro nos vegetais é encontrada nos grupos heme. Além disso, as proteínas ferro-enxofre da cadeia transportadora de elétrons (ver Capítulo 7) contêm ferro não heme covalentemente ligado aos átomos de enxofre dos resíduos de cisteína na apoproteína. O ferro é encontrado também nos centros Fe,S,, que contêm dois ferros (cada um complexado com os átomos de enxofre dos resíduos de cisteína) e dois sulfetos inorgânicos. O ferro livre (ferro que não está complexado com compostos de carbono) pode interagir com o oxigênio para formar radicais hidroxila (OHº) que são altamente danosos. As células vegetais conseguem limitar os danos pela armazenagem do excesso de ferro em complexos de ferro-proteE Ferroquelatase + Fe Anel de

porfirina ína chamados de ferritina. Mutantes de Arabidopsis mostraram que as ferritinas, embora essenciais para a proteção contra o dano oxidativo, não servem como pool principal para o desenvolvimento da plântula ou o funcionamento apropriado aparato fotossintético. A ferritina consiste em uma estrutura proteica com 24 subunidades idênticas formando uma esfera oca que possui uma massa molecular de cerca de 480 kDa. No interior dessa esfera, há um núcleo de 5.400 a 6.200 átomos de ferro presentes como um complexo fosfato-óxido férrico. A forma pela qual o ferro é liberado da ferritina não é conhecida, porém a decomposição da estrutura proteica parece estar envolvida nesse processo. O nível de ferro livre nas células vegetais regula a biossíntese de novo da ferritina. Existe um grande interesse na ferritina, porque o ferro, ligado a proteínas dessa forma, pode ser altamente disponível para o homem. Alimentos ricos em ferritina, como a soja, podem auxiliar em dietas para problemas de anemia. Assimilação do oxigênio A respiração responde por cerca de 90% do volume de O, assimilado pelas células vegetais (ver Capítulo 12). Outra rota importante para a assimilação do O, em compostos orgânicos envolve a incorporação do O, da água (ver reação 1 da Tabela 8.1). Uma proporção pequena do oxigênio pode ser diretamente assimilada em compostos orgânicos no processo de fixação de oxigênio, por meio de enzimas conhecidas como oxigenases. A oxigenase mais importante nos vegetais é a ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (rubisco), que, durante a fotorrespiração, incorpora o oxigênio em um composto orgânico e libera energia (ver Capítulo 8). Outras oxigenases são discutidas no Tópico 13.4 na internet. O balanço energético da assimilação de nutrientes A assimilação de nutrientes geralmente necessita de grandes quantidades de energia para converter compostos inorgânicos estáveis de baixa energia em compostos orgânicos de alta energia, altamente reduzidos. Por exemplo, a redução do nitrato a nitrito e deste em amônio requer a transferência de aproximadamente oito elétrons e representa cerca de 25% do total de energia consumida pelas raízes e partes aéreas. Por conseguinte, o vegetal pode utilizar um quarto de sua energia para assimilar o nitrogênio, um constituinte que representa menos de 2% da massa seca total da planta. Muitas dessas reações de assimilação ocorrem no estroma do cloroplasto, onde elas têm Figura 13.19 Reação da ferroquelatase. A enzima ferroquelatase catalisa a inserção do ferro

no anel da porfirina, formando o complexo de valência coordenada. Ver Figura 7.34 para ilustração da biossíntese do anel da porfirina.

Figura 13.20 Resumo dos processos envolvidos na assimilação do nitrogênio mineral na folha. O nitrato translocado das raízes pelo xilema é absorvido por uma célula do mesofilo por um cotransportador nitrato-próton (NRT) para o citoplasma. O nitrato é, então, reduzido a nitrito via nitrato redutase (NR). O nitrito é translocado para o estroma do cloroplasto junto com um próton. No estroma, o nitrito é reduzido a amônio, via nitrito redutase (NiR), e esse amôacesso imediato a poderosos agentes redutores, como o NADPH, a tiorredoxina e a ferredoxina gerados durante o transporte de elétrons da fotossíntese. Esse processo — combinando a assimilação de nutrientes ao transporte de elétrons da fotossíntese — é denominado fotoassimilação (Figura 13.20). A fotoassimilação e o ciclo €, de fixação do carbono ocorrem no mesmo compartimento. Contudo, a fotoassimilação ocorre somente quando a cadeia fotossintética de transporte de elétrons gera agentes redutores em excesso, além do que é necessário para o ciclo C, — por exemplo, sob condições de alta luminosidade e baixo CO,. Níveis (A) Espécies C; 373 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos Asp-AT AS Glutamato ——» Aspartato = =» Asparagina| E Proteínas, ácidos nucleicos nio é convertido em glutamato pela ação sequencial da glutamina sintetase (GS) e da glutamato sintase (GOGAT). Novamente no citoplasma, o glutamato é transaminado a aspartato, via aspartato aminotransferase (Asp-AT). Finalmente, a asparagina sintetase (AS) converte o aspartato em asparagina. As quantidades aproximadas de ATP equivalente para cada reação estão indicadas acima de cada reação. altos de CO, inibem a assimilação do nitrato nas partes aéreas de plantas €, (Figura 13.21A) (ver Ensaio 13.1 na internet). Um mecanismo fisiológico responsável por esse fenômeno envolve a fotorrespiração (ver Capítulo 8). A foFigura 13.21 Assimilação do NO;” em função das concentrações internas de CO, (C) na parte aérea de nove espécies de C; (A) e três espécies de C, (B). A assimilação do NO; na parte aérea está apresentada como AAQ (diminuição na razão entre consumo e produção de O, na parte aérea, com uma mudança nutricional de NH para NOs). (De Searles e Bloom, 2003; Bloom et al., 2012.) (B) Espécies Cy 1,6- nei —— Arabidopsis —— Trigo s — Cevada —— Flaveria bidentis E 1,2E — Flaveria pringlei — Amaranthus retroflexus £ —— Sequoia gigante 8 — Pinus taeda E o8L —— Bordo de açúcar E S — Liquidâmbar c —— Tomateiro a —

Trigo 'S 04H o E 2) « EO ii 0,0 [CA mma [nes aeee o sa maos I I l I] I 1 I l 0 200 400 600 800 1000 (0) 200 400 600 800 C; (umol mol?)] 1000 C; (umol mol”!)

374 Unidadell « Bioquímica e Metabolismo torrespiração tem sido erroneamente retratada como um processo de desperdício, sendo considerada um vestígio evolutivo dos vegetais em uma atmosfera com elevados níveis de CO,. Na verdade, a fotorrespiração exerce um papel positivo na relação carbono-nitrogênio da planta. Ela estimula a exportação do malato pelos cloroplastos, sendo esse malato utilizado para gerar NADH no citoplasma. Esse NADH é utilizado na primeira etapa da assimilação do NO, , a redução do NO; a NO. O enriquecimento com dióxido de carbono reduz a fotorrespiração, diminuindo a quantidade de NADH disponível para a redução do NO,". Ao contrário da fixação de carbono pelas C,, a primeira reação na rota de fixação de carbono nas plantas €, forma grandes quantidades de malato e NADH no citoplasma das células do mesofilo. Isso explica por que, nas plantas C, a assimilação de NO;" na parte aérea é independente do CO, (Figura 13.21B). Da mesma forma, o catabolismo rápido do malato e a elevada concentração de CO, nas células da bainha do feixe vascular explicam por que as plantas C, assimilam o NO," exclusivamente nas células do mesofilo. Caso ocorra, como é esperada, a duplicação nos níveis do CO, atmosférico durante este século (ver Capítulo 9), irá aumentar o efeito do CO, na inibição da assimilação do nitrato na parte aérea, afetando a relação planta-nutriente. A qualidade do alimento produzido por culturas C, como o trigo já tem sofrido perdas e irá reduzir ainda mais durante as próximas décadas. O melhoramento de culturas para o aumento da assimilação do nitrato e do amônio tem potencial para mitigar essas perdas de qualidade, contudo essa abordagem ainda é inexplorada. RESUMO A assimilação de nutrientes é um processo frequente de demanda energética pelo qual as plantas incorporam nutrientes inorgânicos em compostos de carbono necessários ao crescimento e ao desenvolvimento. Nitrogênio no meio ambiente e Quando o nitrogênio é fixado em amônia (NHs) ou nitrato (NO;), ele passa por diversas formas orgânicas e inorgânicas antes de retornar, finalmente, à forma de nitrogênio molecular (N;) (Figura 13.1). e O amônio (NH,*), em altas concentrações, é tóxico aos tecidos vivos. Contudo, o nitrato pode ser armazenado e transportado nos tecidos vegetais de forma segura (Figura 13.2). Assimilação do nitrato e As raízes vegetais absorvem ativamente o nitrato para, então, reduzi-lo a nitrito (NO, no citosol (Figura 13.3). e Onitrato, a luz e os

carboidratos afetam a transcrição e a tradução da nitrato redutase (Figura 13.4). * O escuro e o Mg? podem inativar a nitrato redutase. Essa inativação é mais rápida do que a regulação pela redução da síntese ou da degradação da enzima. e Nos cloroplastos e nos plastídios da raiz, a enzima nitrito redutase reduz o nitrito a amônio (Figura 13.5). e Tanto as raízes quanto as partes aéreas assimilam o nitrato (Figura 13.6). Assimilação do amônio e As células vegetais evitam a toxicidade do amônio por sua rápida conversão em aminoácidos (Figura 13.7). e O nitrogênio é incorporado em outros aminoácidos por reações de transaminação envolvendo a glutamina e o glutamato. e O aminoácido asparagina é um componente-chave para o transporte e o armazenamento do nitrogênio. Biossíntese de aminoácidos e Os esqueletos de carbono dos aminoácidos são originados de intermediários da glicólise e do ciclo do ácido cítrico (Figura 13.8). Fixação biológica do nitrogênio e A fixação biológica do nitrogênio é responsável pela maior parte da amônia formada a partir do N, atmosférico (Figura 13.1; Tabelas 13.1, 13.2). e Vários tipos de bactérias fixadoras de nitrogênio formam associações simbióticas com plantas superiores (Figuras 13.9, 13.10; Tabela 13.3). A fixação do nitrogênio necessita de condições anaeróbias ou microanaeróbias. Procariotos simbióticos fixadores de nitrogênio funcionam no interior de estruturas especializadas formadas pela planta hospedeira (Figura 13.9). A relação simbiótica inicia pela migração das bactérias fixadoras de nitrogênio na direção da raiz da planta hospedeira, a qual é mediada por atrativos químicos secretados pelas raízes. Os compostos atrativos ativam a proteína NodD do rizóbio, a qual, então, induz a biossíntese de fatores Nod que agem como sinalizadores para a simbiose (Figura 13.11). Os fatores Nod induzem o enrolamento da raiz, sequestro dos rizóbios, degradação da parede celular e acesso bacteriano à membrana celular do pelo da raiz, do qual se forma o canal de infecção (Figura 13.12). Repleto de rizóbios em proliferação, o canal de infecção alonga-se através dos tecidos da raiz no sentido do nódulo em desenvolvimento, o qual surge a partir das células corticais (Figura 13.12). Em resposta a um sinal do vegetal, as bactérias do nódulo param de se dividir e se diferenciam em bacterioides fixadores de nitrogênio.

RESUMO

A assimilação de nutrientes é um processo frequente de demanda energética pelo qual as plantas incorporam nutrientes inorgânicos em compostos de carbono necessários ao crescimento e ao desenvolvimento.

Nitrogênio no meio ambiente

- Quando o nitrogênio é fixado em amônia (NH_3) ou nitrato (NO_3^-), ele passa por diversas formas orgânicas e inorgânicas antes de retornar, finalmente, à forma de nitrogênio molecular (N_2) (**Figura 13.1**).
- O amônio (NH_4^+), em altas concentrações, é tóxico aos tecidos vivos. Contudo, o nitrato pode ser armazenado e transportado nos tecidos vegetais de forma segura (**Figura 13.2**).

Assimilação do nitrato

- As raízes vegetais absorvem ativamente o nitrato para, então, reduzi-lo a nitrito (NO_2^-) no citosol (**Figura 13.3**).
- O nitrato, a luz e os carboidratos afetam a transcrição e a tradução da nitrato redutase (**Figura 13.4**).
- O escuro e o Mg^{2+} podem inativar a nitrato redutase. Essa inativação é mais rápida do que a regulação pela redução da síntese ou da degradação da enzima.
- Nos cloroplastos e nos plastídios da raiz, a enzima nitrito redutase reduz o nitrito a amônio (**Figura 13.5**).
- Tanto as raízes quanto as partes aéreas assimilam o nitrato (**Figura 13.6**).

Assimilação do amônio

- As células vegetais evitam a toxicidade do amônio por sua rápida conversão em aminoácidos (**Figura 13.7**).
- O nitrogênio é incorporado em outros aminoácidos por reações de transaminação envolvendo a glutamina e o glutamato.
- O aminoácido asparagina é um componente-chave para o transporte e o armazenamento do nitrogênio.

Biossíntese de aminoácidos

- Os esqueletos de carbono dos aminoácidos são originados de intermediários da glicólise e do ciclo do ácido cítrico (**Figura 13.8**).

Fixação biológica do nitrogênio

- A fixação biológica do nitrogênio é responsável pela maior parte da amônia formada a partir do N_2 atmosférico (**Figura 13.1**; **Tabelas 13.1**, **13.2**).
- Vários tipos de bactérias fixadoras de nitrogênio formam associações simbióticas com plantas superiores (**Figuras 13.9, 13.10**; **Tabela 13.3**).
- A fixação do nitrogênio necessita de condições anaeróbias ou microanaeróbias.
- Procariotos simbióticos fixadores de nitrogênio funcionam no interior de estruturas especializadas formadas pela planta hospedeira (**Figura 13.9**).
- A relação simbiótica inicia pela migração das bactérias fixadoras de nitrogênio na direção da raiz da planta hospedeira, a qual é mediada por atrativos químicos secretados pelas raízes.
- Os compostos atrativos ativam a proteína NodD do rizóbio, a qual, então, induz a biossíntese de fatores Nod que agem como sinalizadores para a simbiose (**Figura 13.11**).
- Os fatores Nod induzem o enrolamento da raiz, sequestro dos rizóbios, degradação da parede celular e acesso bacteriano à membrana celular do pelo da raiz, do qual se forma o canal de infecção (**Figura 13.12**).
- Repleto de rizóbios em proliferação, o canal de infecção alonga-se através dos tecidos da raiz no sentido do nódulo em desenvolvimento, o qual surge a partir das células corticais (**Figura 13.12**).
- Em resposta a um sinal do vegetal, as bactérias do nódulo param de se dividir e se diferenciam em bacterioides fixadores de nitrogênio.

* A redução do N; em NH, é catalisada pelo complexo da enzima nitrogenase (Figura 13.13). * O nitrogênio fixado é transportado como amidas ou ureídas (Figura 13.14). Assimilação do enxofre e A maior parte do enxofre assimilado é derivada do sulfato (SO,") absorvido da solução do solo. Os vegetais podem também metabolizar dióxido de enxofre gasoso (SO) que entra pelos estômatos. e A síntese de compostos orgânicos contendo enxofre inicia com a redução do sulfato no aminoácido cisteína (Figura 13.15). e O sulfato é assimilado nas folhas e exportado como glutationa via floema para os locais de crescimento. Assimilação do fosfato e As raízes absorvem o fosfato (HPO,7) da solução do solo, e sua assimilação ocorre com a formação do ATP. e A partir do ATP, o grupo fosfato pode ser transferido a muitos compostos diferentes de carbono nas células vegetais. Assimilação de cátions e Cátions polivalentes formam ligações de valência coordenada com compostos de carbono (Figura 13.16). e Cátions monovalentes formam ligações eletrostáticas com grupos carboxilatos (Figura 13.17). 375 Capítulo 13 e Assimilação de Nutrientes Inorgânicos e As raízes utilizam vários mecanismos para absorver quantidades suficientes de ferro férrico (Fe?*) insolúvel da solução do solo (Figura 13.18). e Uma vez nas folhas, o ferro sofre uma importante reação de assimilação (Figura 13.19). e Para restringir os danos causados pelo radical livre que o ferro livre pode ocasionar, as células vegetais podem armazenar o excedente de ferro como ferritina. Assimilação do oxigênio * A respiração e a atividade oxigenase da rubisco são responsáveis pela maior parte da assimilação do O, pelas células vegetais. Contudo, a fixação direta do oxigênio também é catalisada por outras oxigenases. O balanço energético da assimilação de nutrientes e A necessidade de energia para a assimilação de nutrientes está acoplada ao transporte de elétrons da fotossíntese, o qual gera agentes com poder redutor (Figura 13.20). e A fotoassimilação funciona somente quando o transporte de elétrons da fotossíntese gera agentes redutores em excesso, além do necessário para o ciclo C, de fixação de carbono. e O aumento dos níveis atmosféricos de CO, inibe a assimilação do nitrato nas partes aéreas de plantas C, (Figura 13.21). MATERIAL DA INTERNET * Tópico 13.1 Desenvolvimento de nódulos na raiz Os primórdios dos nódulos são formados na região oposta aos polos do protoxilema do sistema vascular da raiz. e Tópico 13.2 Medição

da fixação de nitrogênio A redução do acetileno é utilizada como uma medida indireta da redução do nitrogênio. e Tópico 13.3 A síntese de metionina A metionina é sintetizada nos plastídios a partir da cisteína. e Tópico 13.4 Oxigenase As oxigenases são enzimas que catalisam a assimilação de oxigênio. e Ensaio 13.1 O CO, elevado e a fotoassimilação do nitrogênio Em folhas que se desenvolvem sob altas concentrações de CO,, o CO; inibe a fotoassimilação do nitrogênio, pois compete pelos agentes redutores e inibe a fotorrespiração e o transporte do nitrito. Leituras sugeridas Andrews, M. (1986) The partioning of nitrate assimilation between roots and shoot of higher plants. Plant Cell Environ. 9: 511-519. Appleby, C. A. (1984) Leghemoglobin and Rhizobium respiration. Annu. Rev. Plant Physiol. 35: 443-478. Beevers, L. (1976) Nitrogen Metabolism in Plants. Elsevier, London. Bloom, A.J. Burger, M., Asensio, J. S. R., and Cousins, A. B. (2010) Carbon dioxide enrichment inhibits nitrate assimilation in wheat and Arabidopsis. Science 328: 899-903. Bloom, A.J., Rubio-Asensio, J. S., Randall, L., Rachmilevitch, S., Cousins, A. B. and Carlisle, E. A. (2012) CO, enrichment inhibits shoot nitrate assimilation in C; but not €, plants and slows growth under nitrate in C, plants. Ecology 93: 355-367. Brady, N. C. (1979) Nitrogen and Rice. International Rice Research Institute, Manila. Crawford, N. M., and Forde, B.J. (2002) Molecular and developmental biology of inorganic nitrogen nutrition. In: The Arabidopsis Book, C. Somerville and E. Meyerowitz, eds., American Society of Plant Physiologists, Rockville,

- A redução do N_2 em NH_3 é catalisada pelo complexo da enzima nitrogenase (**Figura 13.13**).
- O nitrogênio fixado é transportado como amidas ou ureídas (**Figura 13.14**).

Assimilação do enxofre

- A maior parte do enxofre assimilado é derivada do sulfato (SO_4^{2-}) absorvido da solução do solo. Os vegetais podem também metabolizar dióxido de enxofre gasoso (SO_2) que entra pelos estômatos.
- A síntese de compostos orgânicos contendo enxofre inicia com a redução do sulfato no aminoácido cisteína (**Figura 13.15**).
- O sulfato é assimilado nas folhas e exportado como glutationa via floema para os locais de crescimento.

Assimilação do fosfato

- As raízes absorvem o fosfato (HPO_4^{2-}) da solução do solo, e sua assimilação ocorre com a formação do ATP.
- A partir do ATP, o grupo fosfato pode ser transferido a muitos compostos diferentes de carbono nas células vegetais.

Assimilação de cátions

- Cátions polivalentes formam ligações de valência coordenada com compostos de carbono (**Figura 13.16**).
- Cátions monovalentes formam ligações eletrostáticas com grupos carboxilatos (**Figura 13.17**).
- As raízes utilizam vários mecanismos para absorver quantidades suficientes de ferro férrico (Fe^{3+}) insolúvel da solução do solo (**Figura 13.18**).
- Uma vez nas folhas, o ferro sofre uma importante reação de assimilação (**Figura 13.19**).
- Para restringir os danos causados pelo radical livre que o ferro livre pode ocasionar, as células vegetais podem armazenar o excedente de ferro como ferritina.

Assimilação do oxigênio

- A respiração e a atividade oxigenase da rubisco são responsáveis pela maior parte da assimilação do O_2 pelas células vegetais. Contudo, a fixação direta do oxigênio também é catalisada por outras oxigenases.

O balanço energético da assimilação de nutrientes

- A necessidade de energia para a assimilação de nutrientes está acoplada ao transporte de elétrons da fotossíntese, o qual gera agentes com poder redutor (**Figura 13.20**).
- A fotoassimilação funciona somente quando o transporte de elétrons da fotossíntese gera agentes redutores em excesso, além do necessário para o ciclo C_3 de fixação de carbono.
- O aumento dos níveis atmosféricos de CO_2 inibe a assimilação do nitrato nas partes aéreas de plantas C_3 (**Figura 13.21**).

MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 13.1 Desenvolvimento de nódulos na raiz** Os primórdios dos nódulos são formados na região oposta aos polos do protoxilema do sistema vascular da raiz.
- **Tópico 13.2 Medição da fixação de nitrogênio** A redução do acetileno é utilizada como uma medida indireta da redução do nitrogênio.
- **Tópico 13.3 A síntese de metionina** A metionina é sintetizada nos plastídios a partir da cisteína.
- **Tópico 13.4 Oxigenase** As oxigenases são enzimas que catalisam a assimilação de oxigênio.
- **Ensaio 13.1 O CO_2 elevado e a fotoassimilação do nitrogênio** Em folhas que se desenvolvem sob altas concentrações de CO_2, o CO_2 inibe a fotoassimilação do nitrogênio, pois compete pelos agentes redutores e inibe a fotorrespiração e o transporte do nitrito.

376 Unidadell +« Bioquímica e Metabolismo MD. DOI: 10.1199/tab.0011, http://www.aspb.org/ publications/arabidopsis/ Dixon, R. O. D. and Wheeler, C. T. (1986) Nitrogen Fixation in Plants. Chapman and Hall, New York. Epstein, E, and Bloom, A. J. (2005) Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Foyer, €. H, Bloom, A.J. Queval, G, and Noctor, G. (2009) Photorespiratory metabolism: Genes, mutants, energetics, and redox signaling. Annu. Rev. Plant Biol. 60: 455-484. George, E., Marschner, H, and Jakobsen, 1. (1995) Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. Crit. Rev. Biotechnol. 15: 257-270. Geurts, R, Lillo, A., and Bisseling, T. (2012) Exploiting an ancient signalling machinery to enjoy a nitrogen fixing symbiosis. Curr. Opin. Plant Biol. 15: 438-443. Guerinot, M. L., and Yi, Y. (1994) Iron: Nutritious, noxious, and not readily available. Plant Physiol. 104: 815-820. Herridge, D. F., Peoples, M. B., and Boddey, R. M. (2008) Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. Plant Soil 311: 1-18. Jeong, J., and Guerinot, M. L. (2009) Homingin on iron homeostasis in plants. Trends Plant Sci. 14: 280-285. Kaiser, W. M., Weiner, H., and Huber, S. €. (1999) Nitrate reductase in higher plants: A case study for transduction of environmental stimuli into control of catalytic activity. Physiol. Plant. 105: 385-390. Lam, H.-M, Coschigano, K. T., Oliveira, I. C., Melo-Oliveira, R., and Coruzzi, G. M. (1996) The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 47: 569-598. Leustek, T., Martin, M. N., Bick, J.-A., and Davies, J. P. (2000) Pathways and regulation of sulfur metabolism revealed through molecular and genetic studies. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 51: 141-165. Long, S.R. (1996) Rhizobium symbiosis: Nod factors in perspective. Plant Cell 8: 1885-1898. Maillet, F., Poinsot, V., Andre, O., Puech-Pages, V., Haouy, A, Gueunier, M. Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A, etal. (2011) Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. Nature 469: 58-63. Marschner, H., and Marschner, P. (2012) Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, 3rd ed. Elsevier/Academic Press, London; Waltham, MA. Mathews, C. K., and Van Holde, K. E. (1996) Biochemistry, 2nd ed. Benjamin/ Cummings, Menlo Park, CA. Mendel, R. R. (2005) Molybdenum:

Biological activity and metabolism. Dalton Trans. 2005: 3404-3409. Metzler, D. E. (1977) Biochemistry. Academic Press, New York. Miller, A.J., Fan, X. R., Orsel, M., Smith, 8. J., and Wells, D. M. (2007) Nitrate transport and signalling. J. Exp. Bot. 58: 2297-2306. Oldroyd, G. E., Murray, J. D. Poole, P. S., and Downie, J. A. (2011) The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. Annu. Rev. Gen. 45: 119-144. Olsen, R. A. Clark, R. B, and Bennet, I. H. (1981) The enhancement of soil fertility by plant roots. Am. Sci. 69: 378-384. Quesada, A., Gomez-Garcia, I., and Fernandez, E. (2000) Involvement of chloroplast and mitochondria redox valves in nitrate assimilation. Trends Plant Sci. 5: 463-464. Reis, V. M., Baldani, J. I., Baldani, V. L. D., and Dobereiner, J. (2000) Biological dinitrogen fixation in Gramineae and palm trees. Crit. Rev. Plant Sci. 19: 227-247. Roberts, G. R. Keys, A. I, and Whittingham, C. P. (1970) The transport of photosynthetic products from the chloroplast of tobacco leaves. J. Exp. Bot. 21: 683-692. Rolfe, B. G., and Gresshoff, P. M. (1988) Genetic analysis of legume nodule initiation. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39: 297-319. Santi, €., Bogusz, D., and Franche, C. (2013) Biological nitrogen fixation in non-legume plants. Ann. Bot. 111: 743-767. Schlesinger, W. H. (1997) Biogeochemistry: An analysis of global change. 2nd ed. Academic Press, San Diego, Calif. Schubert, K. R, Lennigs, N. T, and Evans, H. I. (1978) Hydrogen reactions of nodulated leguminous plants. Plant Physiol. 61: 398-401. Sivasankar, S., and Oaks, A. (1996) Nitrate assimilation in higher plants—The effect of metabolites and light. Plant Physiol. Biochem. 34: 609-620. Smart, D. R., and Bloom, A.J. (2001) Wheat leaves emit nitrous oxide during nitrate assimilation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98: 7875-7878. Smith, R. I. Bouton, L.H, Schank,S.C,. Quesenberry, K. H, Tyler, M. E., Milam, T. R, Gaskins, M. H., and Littell, R.C. (1976) Nitrogen fixation in grasses inoculated with Spirillum lipoferum. Science 193: 1003-1005. Thomine, S. and Vert, G. (2013) Iron transport in plants: Better be safe than sorry. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 322-327. Trelstad, R. L., Lawley, K. R., and Holmes, L. B. (1981) Nonenzymatic hydroxlations of proline and lysine by reduced oxygen derivatives. Nature 289: 310-312. Vande Broek, A. and Vanderleyden, J. (1995) Review: Genetics of the Azospirillum-plant root association. Crit. Rev. Plant Sci. 14: 445466. Welch, R. M. and Graham, R. D. (2004) Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective. J. Exp. Bot. 55: 353-364.

Crescimento e
Desenvolvimento

UNIDADE III Capítulo 14 Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão Capítulo 15 Sinais e Transdução de Sinal Capítulo 16 Sinais da Luz Solar Capítulo 17 Embriogênese Capítulo 18 Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Capítulo 19 Crescimento Vegetativo e Organogênese Capítulo 20 O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral Capítulo 21 Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos Capítulo 22 Senescência Vegetal e Morte Celular Capítulo 23 Interações Bióticas Capítulo 24 Estresse Abiótico

Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão s células vegetais, diferentemente das células animais, são delimitadas por uma parede celular mecanicamente forte. Essa fina camada consiste em uma rede de microfibrilas de celulose incluída em uma matriz de polissacarídeos, proteínas e outros polímeros produzidos pela célula. A matriz de polissacarídeos e as microfibrilas de celulose unem-se em uma forte rede de uma mistura de ligações covalentes e não covalentes. A matriz pode também conter enzimas e outros materiais que modificam as características físicas e químicas da parede. Adicionalmente, a condição de hidratação da parede celular influencia bastante suas propriedades físicas e de resistência mecânica. As paredes celulares de procariotos, fungos, algas e plantas diferem umas das outras na composição química e na estrutura molecular, ainda que cumpram, em comum, três funções: regulação do volume celular, determinação da forma celular e proteção mecânica ao delicado protoplasto contra ataques bioquímicos e físicos. As paredes celulares das plantas adquiriram funções adicionais não evidentes nas paredes celulares de outros organismos, e essas diversas funções se refletem na sua complexidade estrutural e diversidade de composição e forma. Além dessas funções biológicas, a parede celular vegetal é a base e a matéria-prima para muitos produtos importantes à sociedade. As paredes celulares vegetais são utilizadas na produção de papel, tecidos (como algodão e linho) e madeira de construção, bem como outros produtos à base de madeira. As paredes das células vegetais também são utilizadas na produção de fibras sintéticas (como raiom), plásticos, filmes, tintas, adesivos, géis e espessantes. Atualmente, esforços significativos estão em andamento em todo o mundo para desenvolver métodos de redução de custos efetivos para converter “biomassa celulósica” em biocombustível, a fim de substituir os combustíveis de transporte com base em petróleo, como a gasolina. De acordo com alguns cenários, um bilhão de toneladas de biomassa celulósica necessitará ser colhido a cada ano nos EUA para substituir cerca de um terço do petróleo utilizado atualmente para o transporte. Como o reservatório mais abundante de carbono orgânico na natureza e o maior dreno de carbono capturado pela fotossíntese, a parede celular vegetal também participa nos processos de fluxo de carbono dos ecossistemas.

380 Unidade Ill es Crescimento e Desenvolvimento Este capítulo inicia com uma descrição das funções gerais e da composição das paredes celulares e dos mecanismos de sua biossíntese e construção. Após, verifica-se o papel da parede celular primária na expansão celular. Os mecanismos de crescimento apical, que ocorrem em poucos tipos celulares especializados, são confrontados com aqueles de crescimento difuso, em particular quanto ao estabelecimento da polaridade celular e ao controle de sua taxa de expansão. Muitas células — principalmente aquelas do xilema, que estão envolvidas no transporte de água de longa distância e no suporte estrutural do caule — produzem uma parede celular espessada e lignificada internamente à parede primária. São descritas ideias atualizadas da estrutura dessa parede e o processo de lignificação. Visão geral das funções e das estruturas da parede celular vegetal Sem suas paredes celulares, as plantas seriam organismos muito diferentes do que se conhece. Em vez de árvores imponentes, seriam encontradas massas amorfas de células do tipo ameba. De fato, a parede celular é crucial para muitos processos essenciais de crescimento, desenvolvimento e funções diárias das plantas: * As paredes celulares determinam a resistência mecànica das estruturas vegetais, permitindo que as plantas cresçam até grandes alturas. e As células são aderidas umas às outras por suas paredes, evitando o deslizamento e a motilidade celulares. Essa restrição sobre o movimento celular contrasta acentuadamente com a situação em células animais e determina o modo como as plantas se desenvolvem. O controle da adesão celular — e a seletiva liberação da adesão — é importante para o desenvolvimento dos espaços intercelulares para as trocas gasosas e para a separação celular durante a abscisão foliar e outras separações de tecido com desenvolvimento controlado. * A morfogênese vegetal depende, em última instância, do controle das propriedades da parede celular, porque o aumento de células vegetais é limitado principalmente pela capacidade de expansão da parede celular. * Como uma camada mecanicamente forte encapsulando a célula, a parede atua como um “exoesqueleto” celular, que controla a sua forma e que possibilita o desenvolvimento de pressões de turgor altas. Sem uma parede celular para resistir às forças geradas pela pressão de turgor, as relações hídricas das plantas seriam muito diferentes (ver Capítulo 3). * O fluxo de água da transpiração no xilema requer

uma parede mecanicamente forte, que resista ao colapso em resposta à pressão negativa no xilema. Defeitos na formação da parede celular com frequência resultam em um fenótipo de xilema colapsado. e A parede celular atua como uma barreira de difusão, limitando o tamanho e os tipos de moléculas que podem alcançar a membrana plasmática, tanto por efeitos de peneiramento como por interações iônicas e hidrofóbicas. Cargas negativas estáveis nas paredes influenciam profundamente a distribuição de íons e a carga das macromoléculas. * Numerosas proteínas sensoriais são parcialmente ancoradas na parede celular e formam uma ponte até a membrana plasmática, proporcionando um mecanismo para detectar a integridade da célula. * As paredes celulares apresentam uma barreira estrutural e química significativa à invasão e à propagação de patógenos e parasitas e à remoção de tecidos por herbívoros. Além disso, oligossacarídeos liberados da parede celular pela ação de enzimas líticas a partir de microrganismos invasores atuam como moléculas sinalizadoras importantes, que induzem respostas de defesa contra patógenos e simbiontes. º A cutícula, que é uma camada hidrofóbica complexa integrada às paredes celulares mais externas da epiderme nos órgãos aéreos, serve como uma barreira importante à perda de água e à invasão de patógenos. Grande parte do carbono assimilado na fotossíntese é transformada em polissacarídeos que formam a parede. Durante fases específicas de desenvolvimento, ou períodos de falta de açúcar, alguns desses polímeros podem ser hidrolisados em seus açúcares constituintes, passíveis de serem usados para atender necessidades celulares. Esse papel é mais notável em sementes com grandes quantidades de reservas armazenadas nas paredes espessadas do endosperma ou dos cotilédones. Polissacarídeos facilmente metabolizados são incluídos nessas paredes celulares durante o desenvolvimento da semente e rapidamente mobilizados durante a germinação para nutrir o embrião em desenvolvimento. A diversidade funcional e os vários papéis da parede celular requerem estruturas de parede celular diversas. Esta seção tem início com uma breve descrição da morfologia e da arquitetura básica das paredes celulares vegetais. A seguir, são discutidas a organização, a composição e a síntese da parede celular em algumas de suas diversas formas. As paredes celulares das plantas variam em estrutura e função Em cortes de órgãos vegetais corados, os objetos visuais mais óbvios em um microscópio são as paredes celulares, que podem variar muito em

aparência e composição em diferentes tipos celulares (Figura 14.1). Por exemplo, as paredes celulares do parênquima na medula e no córtex em geral são delgadas (cerca de 100 nm) e possuem poucas características distintivas. Por outro lado, as células de epiderme, colênquima, vasos e traqueídes, fibras do floema e outras formas de células do esclerênquima têm paredes mais espessas (cerca de 1.000 nm ou mais, frequentemente com muitas camadas). Essas paredes podem ser moldadas de forma complexa e impregnadas com substâncias, como ligninas, cutina, suberina, ceras, polímeros de silicato ou proteínas estruturais, as quais alteram as suas propriedades físicas e químicas.

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão Parênquima cortical Esclerênquima Floema Xilema 100 um Figura 14.1 Corte transversal de um caule do botão-de-ouro (Ranunculus repens), mostrando células com morfologia de parede variada, em diferentes tipos de tecido (ver legenda). Observe as paredes altamente espessadas das células de fibras do esclerênquima 381 As paredes em diferentes lados de uma célula podem variar em espessura, em quantidade e em tipo de substâncias impregnadas, em ornamentação e em frequência de pontoações e plasmodesmos — canais diminutos envolvidos por membrana que possibilitam o transporte passivo de pequenas moléculas e o transporte ativo de proteínas e ácidos nucleicos entre os citoplasmas de células adjacentes (ver Figura 1.4). Por exemplo, a parede mais externa da epiderme não possui plasmodesmos, é muito mais espessa que as outras paredes da célula e é revestida externamente com cutina e ceras. Sua composição polissacarídica também pode diferir daquela de outras paredes e, em gramíneas, a parede das células epidérmicas pode conter uma camada de silicato polimerizado. Nas células-guarda, o lado da parede adjacente à fenda estomática é muito mais espesso do que as paredes dos demais lados da célula. Essas variações na arquitetura da parede de uma única célula refletem a polaridade celular e as funções diferenciadas e se originam da secreção de componentes de parede destinados à superfície celular. e as pontoações das células do xilema. (A) (B) 20 um (O) Camadas externas da parede Camadas internas da parede Apesar dessa diversidade morfológica, as paredes celulares em geral são classificadas em dois tipos principais: primárias e secundárias. Essa classificação não é baseada em diferenças estruturais ou bioquímicas, mas no estágio de desenvolvimento da célula que está produzindo a parede celular. As paredes primárias são definidas como paredes formadas durante o crescimento celular. Geralmente elas são delgadas e de arquitetura simples (Figuras 14.2A e 14.34), mas algumas paredes primárias podem ser espessas e multiestratificadas, como aquelas encontradas no colênquima ou na epiderme (Figura 14.2B e O). 200 nm Figura 14.2 Três vistas de paredes celulares primárias. (A) Esta vista frontal de fragmentos de parede celular de células parenquimáticas de cebola foi obtida com microscópio óptico, utilizando óptica de Nomarski. Observe que, nesta escala, a parede assemelha-se a uma chapa muito fina com

pequenas depressões na superfície; essas depressões podem ser campos de pontoação, locais onde são concentradas as conexões de plasmodesmos entre células. (B) Imagem da superfície mais interna de uma parede não extraída e não desidratada da epiderme de cebola obtida sob água por microscopia de força atômica. Observe a textura fibrosa da parede e a presença de múltiplas lamelas com as fibrilas em orientações diversas. As fibrilas mais delgadas têm cerca de 3 nm de diâmetro. Elas se agregam para formar feixes maiores. (C) Micrografia ao microscópio eletrônico da parede externa de célula epidérmica (corte transversal) da região de crescimento do hipocótilo de feijão. Múltiplas camadas são visíveis na parede. As camadas internas são mais espessas e mais definidas do que as externas, pois as camadas externas são as regiões mais antigas da parede e foram estendidas e afinadas por expansão celular. (A de McCann et al., 1990; B de Zhang et al., 2014; C de Roland et al., 1982.)

382 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 14.3 Diversidade da estrutura da parede celular. As paredes delgadas do parênquima do caule do botão-de-ouro (Ranunculus occidentalis) (A) contrastam com as paredes celulares secundárias espessadas das traqueídes de um feixe vascular do caule de girassol (Helianthus sp.) (B) e das esclereídes de um caroço de cereja (Prunus sp.). As paredes secundárias são formadas após cessar a expansão da célula. Elas são depositadas entre a membrana plasmática e a parede primária da célula. As paredes secundárias podem ser altamente especializadas em estrutura e composição, refletindo o estado diferenciado da célula (Figura 14.3B e €). No sistema condutor de água (xilema), fibras, traqueídes e vasos são notáveis por possuírem paredes secundárias espessadas, multiestratificadas, que são reforçadas e impermeáveis pela presença da lignina. Entretanto, nem todas as paredes secundárias são lignificadas ou espessadas. Pontoações e campos de pontoação são áreas delgadas, onde a parede primária não está revestida por uma parede secundária, e apresenta plasmodesmos. Uma camada delgada, chamada lamela média, é encontrada na interface onde as paredes das células vizinhas mantêm contato. A lamela média em geral é enriquecida com polissacarídeos pécticos (pectinas), os quais podem ser complexados com glicoproteínas ricas em hidroxiprolina (HRGPs, hydroxyproline-rich glycoproteins). Enquanto a origem da lamela média pode ser delineada na placa celular formada durante a divisão da célula, materiais adicionais devem ser recrutados para essa camada à medida que as células se expandem. Uma de suas funções é servir como uma camada adesiva flexível entre as células. Os componentes diferem para as paredes celulares primárias e secundárias As paredes celulares contêm vários tipos de polissacarídeos, denominados de acordo com os principais açúcares que os constituem (Figura 14.4 e Tópico 14.1 na internet). Por exemplo, um glucano é um polímero de unidades de glicose ligadas pelas extremidades, um galactano é um polímero de galactose, um xilano é um polímero de xilose, um manano é um polímero de manose, e assim por diante. Glicano é o termo geral para um polímero formado de açúcares e é sinônimo de polissacarídeo. 55 um (o) Polissacarídeos podem ser cadeias não ramificadas lineares de resíduos de açúcar (unidades) ou podem conter cadeias laterais ligadas à cadeia principal (backbone). Para polissacarídeos

ramificados, a cadeia principal em geral é indicada pela última parte do nome. O xiloglucano, por exemplo, possui uma cadeia principal de glucano (uma cadeia linear de resíduos de glicose) com xilose ligada a ele como cadeias laterais. O arabinoxilano tem uma cadeia principal de xilano (uma cadeia de resíduos de xilose) com cadeias laterais de arabinose. Os nomes podem ficar longos. Por exemplo, glicuronoarabinoxilano (GAX) é um arabinoxilano ornamentado com uma baixa frequência de unidades de ácido glicurônico. Entretanto, um nome composto não indica necessariamente uma estrutura ramificada. Por exemplo, ramnogalacturonano | é o nome dado a um polímero contendo ramnose e ácido galacturônico em sua cadeia principal (também possui cadeias laterais de galactano e arabinano que não estão incluídas no nome). Assim, a denominação é baseada no açúcar principal do polímero, porém não inclui seus detalhes estruturais. As ligações específicas entre anéis de açúcar, incluindo os carbonos específicos que são ligados juntos e a configuração da ligação (ver Tópico 14.1 na internet), são importantes para as propriedades dos polissacarídeos. Por exemplo, a amilose (não um componente de parede celular, mas um componente de amido no plastídio) é um a(14) glucano (carbonos C-1 e C-4 de anéis de glicose adjacentes são Iigados por uma ligação O-glicosídica em uma configuração o), enquanto a celulose é um glucano formado de ligações B (14), e a calose é um glucano induzido por injúria composto primariamente de ligações P(1 > 3). Essas diferenças nas ligações fazem enorme contraste nas propriedades físicas, na digestibilidade enzimática e nos papéis funcionais desses três polímeros de glicose. Isso ilustra a diversidade e a versatilidade dos polissacarídeos que podem ser formados pela mesma base de construção de açúcar. Os polissacarídeos da parede celular são classificados em três grupos. A celulose é o principal componente fibrilar da parede celular e é composta de uma matriz de B(1 > 4) glucanos unidos para formar uma microfibrila com regiões mais e menos organizadas, as quais são insolúveis em água

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão (B) Pentoses (A) Hexoses HO CH,0H O Ho B-D-galactose (Gal) H CHOHO. HO oH Ho oH H B-p-glicose (Glc) H CHOHO. B-D-manose (Man) a-D-apiose (Api) Figura 14.4 Estruturas conformacionais de açúcares comumente encontrados em paredes celulares vegetais. (A) Hexoses (açúcares de seis carbonos). (B) Pentoses (açúcares de cinco carbonos). (C) Ácidos urônicos (açúcares ácidos). (D) Açúcares desóxi. (E) Celobiose, mostrando a ligação (1—4)-B-D entre dois resíduos de glicose em orientação invertida. Todos os açúcares são apresentados em sua forma piranose (anéis de seis membros), exceto arabinose e apiose, que são mostradas na forma furanose (anéis de cinco membros). e têm alta resistência à tensão (ver detalhes na próxima seção). Pectina é o nome dado a um grupo complexo e diverso de polissacarídeos hidrofílicos e formadores de gel, ricos em resíduos de açúcares ácidos. Muitas pectinas são rapidamente solubilizadas da parede com água quente ou com quelantes de cálcio. Os polissacarídeos de parede do terceiro grupo são coletivamente denominados hemiceluloses. Normalmente, elas requerem um agente extractante forte, como o 1-4 M NaOH, para serem solubilizadas da parede celular. Quimicamente, as hemiceluloses têm sido definidas como polissacarídeos com cadeias B(1 + 4) ligadas à cadeia principal em uma configuração equatorial (significando que a ligação entre os resíduos está de acordo com o plano do anel). As pectinas e as hemiceluloses também são denominadas polissacarídeos da matriz. Como detalhado anteriormente, as paredes celulares vegetais são construídas a partir de uma armação de microfibrilas de celulose incluída em uma matriz polimérica que varia de acordo com a espécie, o tipo celular e a região da parede celular da planta (Tabela 14.1). As paredes celulares primárias típicas de eudicotiledôneas são ricas em pectinas com menores quantidades de celulose e hemiceluloses, enquanto as paredes celulares secundárias são ricas em celulose e uma forma diferente de hemicelulose, com quantidades variadas de lignina, um polímero aromático que será descrito mais tarde neste capítulo. Como 383 (C) Ácidos urônicos (D) Açúcares desóxi HO OH OH CH; OH HO OH OH H a-p-ácido glicurônico (GIcA) a-L-fucose (Fuc) (E) Celobiose HO di RN (o) Glicosil Glicose resultado da alta quantidade de conteúdo péctico, as paredes primárias têm um teor de água relativamente maior, o

que é importante para manter a capacidade da parede de expandir durante o aumento celular. Por outro lado, a estrutura celulose-hemicelulose-lignina das paredes celulares secundárias é densamente comprimida e contém menos água — uma estrutura bem projetada para a força e a resistência à compressão. As paredes celulares primárias também podem conter de 2 a 10% de proteínas não enzimáticas, cujas funções exatas são incertas. Tais proteínas podem ser localizadas nas paredes de tipos celulares específicos ou mais abrangentes (Tabela 14.2) e normalmente são identificadas por motivos curtos ou sequências de repetição de aminoácidos ou um alto grau de glicosilação. Uma diversidade de funTABELA 14.1 Componentes estruturais das paredes celulares vegetais Classe Exemplos Celulose Pectinas Microfibrilas de (1 > 4)-B-p-glucano Homogalacturonano Ramnogalacturonano | com cadeias laterais de arabinano, galactano e arabinogalactano Ramnogalacturonano Il Hemiceluloses Xiloglucano Variantes de glucuronoarabinoxilano incluem glucuronoxilano e arabinoxilano Glucomanano Ligação mista de (153;1—4)-B-D-glucano Proteínas não (Ver Tabela 14.2) enzimáticas Lignina (Ver Figura 14.22)

384 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento ções tem sido sugerida para essas proteínas, incluindo a consolidação TABELA 14.2 Proteínas não enzimáticas da parede celular da placa celular após a citocinese Classes de proteínas da Porcentagem e o reforço da parede dos pelos de parede celular de carboidratos Localização principal no tecido raízes em crescimento. HRGP (glicoproteína rica em -55 Câmbio e parênquima vascular Além dessas proteínas com hidroxiprolina) sequências repetitivas, as paredes PRP (proteína rica em prolina) 0-20 Xilema, fibras, parênquima celulares primárias contêm pro- cortical, pelos de raízes teínas arabinogalactano (AGPs, GRP (proteína rica em glicina) 0 Xilema primário e floema arabinogalactan proteins), as quais AGP (proteina até 90 Expressão celular específica normalmente têm menos de 1% da massa seca da parede. Essas proteínas hidrossolúveis são fortemente glicosiladas. Mais de 90% da massa de AGPs podem ser resíduos de açúcar — sobretudo galactose e arabinose (Figura 14.5). Formas múltiplas de AGP são encontradas em tecidos vegetais, na parede ou associadas à face externa da membrana plasmática (via âncora de glicosilfosfatidilinosinol [GPI]), mostrando padrões de expressão específicos em tecidos e células. As AGPs podem funcionar na adesão celular e na sinalização durante a diferenciação da célula. arabinogalactano) As microfibrilas de celulose têm uma estrutura organizada e são sintetizadas na membrana plasmática As microfibrilas de celulose mais simples são estruturas estreitas de cerca de 3 nm de largura (1 nm = 10 metros) q Cadeias laterais de arabinogalactano Figura 14.5 Uma molécula de proteína arabinogalactano mostrando cadeias laterais altamente ramificadas ligadas à cadeia principal da proteína. As AGPs têm ampla diversidade de estruturas. (De Carpita e McCann, 2000.) variada que fortalecem a parede celular, algumas vezes reforçando mais em uma direção do que em outra, dependendo de como as microfibrilas são secretadas na parede (i.e. elas dão a direção estrutural; ver Figura 14.2B). Cada microfibrila é constituída de cerca de 18 a 24 (mais comumente 18) cadeias paralelas de (1 + 4)-B-D-glicose fortemente ligadas entre si para formar um centro (core) altamente ordenado (cristalino) com extensivas pontes de hidrogênio dentro das cadeias de glucanos e entre elas (Figura 14.6). As cadeias que envolvem o feixe são mais flexíveis, e suas posições são influenciadas pelas interações com a

água e pelos polissacarídeos da matriz na superfície. Além disso, há evidência de uma desordem periódica ao longo da microfibrila, isto é, segmentos curtos onde a organização cristalina é interrompida em intervalos de 150 a 300 nm. A celulose nativa em plantas pode ser encontrada em duas formas cristalinas variantes, denominadas alomorfos Ia, e Ip, que diferem ligeiramente na maneira como as cadeias paralelas de glucano são dispostas. A celulose IP é o alomorfo mais dominante nas plantas terrestres. Até o momento, o significado biológico dessas duas formas cristalinas não está esclarecido. As microfibrilas têm superfícies hidrofílicas preenchidas pelos grupos polares -OH estendendo-se a partir das laterais das cadeias de glicose empilhadas e superfícies hidrofóbicas preenchidas pelos grupos não polares C-H ocupando o plano dos anéis de açúcar (ver Figura 14.6E). Essas superfícies ligam-se diferentemente à água e aos polímeros da matriz e, como resultado, a forma da microfibrila é um fator importante para a construção da parede. Ela é importante também para o ataque enzimático por celulases microbianas, a qual se encaixa na superfície hidrofóbica e remove uma cadeia de glucano de cada vez. Uma barreira importante para o ataque enzimático da celulose é o custo energético de retirar um único glucano dessa microfibrila cristalina. As microfibrilas de celulose na natureza variam consideravelmente em largura e no grau de organização, dependendo de seus recursos biológicos. Por exemplo, as microfibrilas de celulose nas paredes primárias das plantas terrestres têm cerca de 3 nm de largura, enquanto aquelas formadas por algumas algas podem ter até 20 nm de largura, e podem ser mais organizadas (mais cristalinas) que as encontradas nas plantas terrestres. Essa variação

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão Los 500 nm Microfibrila de celulose individualizada 385 (C) Corte transversal de microfibrila de celulose O núcleo cristalino é altamente organizado se Os glucanos da superfície são menos ordenados (D) Pontes de hidrogênio entre as cadeias de glucanos adjacentes e dentro delas Superfície hidrofóbica Figura 14.6 Estrutura de uma microfibrila de celulose. (A) Imagem de força atômica da parede celular primária da epiderme de cebola. Observe sua textura fibrilar que se origina das camadas de microfibrilas de celulose. (B) Uma única microfibrila de celulose composta de cadeias de (1 > 4)-B-D-glucano firmemente ligadas entre si para formar uma microfibrila cristalina. (C) Corte transversal de uma microfibrila de celulose, ilustrando um modelo de estrutura celulósica, com núcleo cristalino de (1 > 4)-B-D-glucano altacorresponde ao número de cadeias que compõem o corte transversal de uma microfibrila. Microfibrilas individuais também podem se juntar para formar macrofibrilas maiores; isso é mais comum nas paredes celulares de tecidos lenhosos, onde a celulose tem um maior grau de organização (cristalinidade) que nas paredes celulares primárias. O comprimento da cadeia de celulose (ou GP, grau de polimerização) varia de cerca de 2 mil para mais de 25 mil resíduos de glicose, correspondendo ao comprimento total de 1 a 13 um. A microfibrila pode ser maior que glucanos individuais por causa da sobreposição e do escalonamento dos glucanos na microfibrila. É muito difícil obter medições precisas do comprimento das microfibrilas na parede celular, mas a melhor estimativa está na faixa de 1 a 13 um. As evidências obtidas por meio de microscopia eletrônica indicam que as microfibrilas de celulose são sintetiSuperfície hidrofílica mente ordenado circundado por uma camada menos organizada. (D) As regiões cristalinas de celulose têm um alinhamento preciso de glucanos, com pontes de hidrogênio dentro das camadas de (14)-B-D-glucanos, mas não entre elas. (E) Formas possíveis de microfibrilas em corte transversal. Observe que a área de superfície hidrofóbica varia muito com a forma. (De Matthews et al., 2006; micrografia de Zhang et al., 2014.) zadas por abundantes proteínas complexas organizadas denominadas complexos celulose sintase, os quais são incorporados na membrana plasmática (Figura 14.7). Essas estruturas tipo rosetas são compostas por seis subunidades, as quais se acredita que

contenham de 3 a 6 unidades de celulose sintase, a enzima que sintetiza individualmente os glucanos que compõem a microfibrila. Os complexos de celulose sintase provavelmente contêm proteínas adicionais, porém elas ainda não foram identificadas. A celulose sintase em plantas é codificada por uma família gênica denominada CESA (Celulose Sintase A). Trata-se de uma família multigênica encontrada em todas as plantas terrestres. Evidências genéticas indicam que três diferentes membros da família CESA estão envolvidos na síntese de celulose nas paredes primárias e que um conjunto diferente de três é utilizado para sintetizar celulose nas paredes secun

 (A) Feixe de microfilamentos Microtúbulo (B) (o 2,5 nm Região transmembrana Sítio A = ativo glicosiltransferase Figura 14.7 As microfibrilas de celulose são sintetizadas na superfície celular por complexos ligados à membrana contendo proteínas celulose sintase (CESA). (A) Micrografia ao microscópio eletrônico mostrando microfibrilas de celulose recém-sintetizadas imediatamente exteriores à membrana plasmática. (B) Réplicas impressas por criofratura mostrando ligações de anticorpos de nanopartícula de ouro contra celulose sintase nas estruturas de rosetas na membrana. O detalhe mostra uma visão ampliada de duas partículas de rosetas selecionadas com marcação de ouro coloidal, indicando que as estruturas das rosetas contêm CESA. As nanopartículas de ouro são os círculos escuros indicados com setas. (C) Estrutura de uma celulose sintase bacteriana. A região marrom indica o domínio catalítico da região de glicosiltransferase dárias de tecidos lenhosos. Experimentalmente, unidades CESA foram trocadas entre os complexos de celulose sintase das paredes primária e secundária, e os complexos, ainda assim, sintetizaram microfibrilas de celulose. A família gênica CESA é parte de uma grande superfamília (superfamília celulose sintase) que contém famílias de genes CSL (tipo celulose sintase, de cellulose-synthase like) intimamente relacionadas denominadas CSLA, CSLB, ...a CSLH, etc. Alguns autores se referem a essa superfamília como a superfamília CESA/ CSL. Os genes CSLA codificam sintases para (1 + 4)-B-D-manano, os genes CSLF e CSLH codificam sintases para o assim chamado glucano de cadeia mista (1 > 3/1 > 4)-B-D-glucano, Exterior da célula > Cadeias de Membrana glucanos plasmática Rip di ij j a DI DO Ne aan) na mn RE Ro Citoplasma (E) o E X > Complexo CESA (GT) onde o sítio catalítico está localizado; essa é a atividade final da proteína que transfere a glicose do difosfato de uridina glicose (UDP-glicose) para o glucano (azul). A região verde indica a região transmembrana (TM) que forma um túnel para o glucano atravessar a membrana. A região purpúrea é um domínio ausente em CESASs vegetais. (D) Uma forma possível oligomérica de CESA em que três CESAs formam um complexo trimérico correspondente a uma das partículas na estrutura de roseta vista em (B). (E) Modelo computacional de um complexo CESA com extrusão de cadeias de glucano que coalescem para formar uma microfibrila. (A de

Gunning e Steer, 1996; B de Kimura et al., 1999; C dados de Morgan et al., 2013; D de Sethaphong et al., 2013; E imagem cortesia de Yara Yingling.) e os genes CSLC provavelmente codificam sintases para a cadeia principal (1 + 4)-B-D-glucano de xiloglucano. Há evidências de que o CSLD participe das sínteses de manano e de celulose nos pelos de raízes. As outras famílias de CSL provavelmente codificam enzimas que sintetizam as cadeias principais de outras hemiceluloses. Entretanto, a cadeia principal de xilano pode ser sintetizada por um grupo muito distinto de sintases, incluindo sintases denominadas GT43 (família 43 glicosiltransferase). Todas essas sintases são açúcares nucleotídeos polissacarídeos glicosiltransferase, que transferem monossacarídeos de nucleotídeos do açúcar até a extremidade em crescimento da cadeia de polissacarídeos.

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão O domínio catalítico da celulose sintase, que é localizado no lado citoplasmático da membrana plasmática, transfere um resíduo de glicose a partir de um doador de um nucleotídeo de açúcar, difosfato de uridina-glicose (UDP-glicose), para o crescimento da cadeia de glucano. Estudos recentes da estrutura de uma celulose sintase bacteriana forneceram novas ideias sobre os detalhes da formação do glucano e seu transporte através da membrana por um túnel sintase (ver Figura 14.7). A modelagem computacional indica que um mecanismo catalítico similar opera em plantas com CESAs. A modelagem também leva à hipótese de como sintases múltiplas poderiam ser agrupadas dentro do complexo de síntese de celulose para produzir múltiplas cadeias de glucanos paralelas que se unem para formar uma microfibrila imediatamente após a síntese (ver Figura 14.7D e E). Há alguma evidência de que hemiceluloses podem ficar aprisionadas na microfibrila à medida que ela se forma; isso pode criar uma desordem na microfibrila cristalina e também ancorar a microfibrila à matriz. Outras proteínas estão envolvidas na formação de microfibrilas de celulose, mas as funções detalhadas ainda não estão esclarecidas. Defeitos em uma classe de 387 (1 > 4)-B-D-endoglucanases associadas à membrana, denominada KORRIGAN, resultam na síntese e na cristalinidade reduzidas da celulose, sugerindo que elas podem ter função na cristalização desse polissacarídeo. Da mesma forma, membros da família COBRA, a qual contém um domínio de ligação à celulose, têm sido relacionados à montagem das microfibrilas de celulose. É bastante provável que a formação adequada de microfibrilas de celulose necessite também de muitas outras proteínas. Os polímeros da matriz são sintetizados no complexo de Golgi e secretados via vesículas A matriz é uma estrutura polimérica hidratada entre microfibrilas de celulose cristalinas. Os polissacarídeos da matriz são sintetizados por glicosiltransferases ligadas à membrana no complexo de Golgi e transportados para a parede celular em pequenas vesículas via exocitose (Figura 14.8 e Tópico 14.2 na internet). Conforme descrito anteriormente, genes nas famílias CSL codificam glicosiltransferases para a síntese da estrutura básica de alguns polissacarídeos dessa matriz. Resíduos adicionais de açúcares podem ser acrescentados como ramificações CITOPLASMA

Membrana Componentes da parede Vesículas — Sa / secretoras de Golgi Complexo de celulose sintase Celulose E Principais hemiceluloses Xiloglucano a e Arabinoxilano a Principais domínios de pectinas Ramnogalacturonano | 44“ “—=, LOL, e "4 Homogalacturonano Arabinano Figura 14.8 Diagrama esquemático dos principais componentes estruturais da parede celular primária e sua provável disposição. As microfibrilas de celulose (bastões cinza) são sintetizadas na superfície celular e parcialmente revestidas com hemiceluloses (cordões azuis e purpúreos), as quais podem separar as microfibrilas umas das outras. As pectinas (cordões vermelhos, amarelos e verdes) formam uma matriz de entrelaçamento que controla o espaçamento < = > Ligação de éster borato 0) Ramnogalacturonano Il das microfibrilas e a porosidade da parede. As pectinas e as hemiceluloses são sintetizadas no complexo de Golgi e transferidas para a parede via vesículas, que se fundem com a membrana plasmática e, desse modo, depositam esses polímeros na superfície celular. Para maior clareza, a rede de hemicelulose-celulose está destacada à esquerda e a rede de pectina está destacada à direita. (De Cosgrove, 2005.)

388 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento à cadeia principal de polissacarídeos por outros conjuntos de glicosiltransferases, provavelmente atuando de modo coordenado em complexos ligados à membrana. Diferentemente da celulose, que forma microfibrilas cristalinas, os polissacarídeos da matriz são muito menos organizados e, com frequência, são descritos como amorfos. Esse caráter não cristalino é uma consequência da estrutura desses polissacarídeos — sua conformação ramificada e não linear. Mesmo assim, estudos usando várias técnicas físicas, incluindo espectroscopia infravermelha e ressonância magnética nuclear (RMN), indicam uma organização parcial de hemiceluloses e pectinas na parede celular, provavelmente como resultado de uma tendência física desses polímeros a se tornarem alinhados ao longo do eixo da celulose. Tal realinhamento das pectinas, após elas serem depositadas na parede celular, foi visualizado por microscopia confocal combinada com marcações metabólicas a uma molécula de fucose acoplada a um fluorocromo. (A) Homogalacturonano (HG) o pa oH o = 5 bens (C) Arabinano + O OCH: C = 0 0. Ho (D) Arabinogalactano (Tipo |) «o CHOH O o OH cHOH O 4 a Ho Ea ,0H O cHOH O ——— + » ——Metil éster o.— > oH As pectinas são componentes formadores de gel hidrofílico na parede celular primária As pectinas compreendem o componente mais abundante da maior parte das paredes celulares primárias, formando uma fase de gel hidratado, onde celulose e hemiceluloses são incorporadas. Elas atuam como material de preenchimento hidrofílico que evita a agregação e o colapso da rede de celulose, e também determinam a porosidade da parede celular a macromoléculas. Elas são concentradas particularmente na lamela média, em especial nas zonas de junção tricelulares, sendo importantes para a adesão celular. A liberação de oligossacarídeos das pectinas durante um ataque fúngico aos tecidos vegetais induz uma resposta de defesa que limita a invasão de patógenos (ver Capítulo 23). As pectinas constituem um grupo heterogêneo de polissacarídeos, caracteristicamente contendo ácidos galacturônicos e açúcares neutros, como ramnose, galactose e (B) Ramnogalacturonano | (RG |) Figura 14.9 Estruturas parciais das pectinas mais comuns. (A) Homogalacturonano, também conhecido como ácido poligalacturônico ou ácido péctico, é constituído de ligações (14)-a-D-ácido galacturônico (GalA). Os resíduos de carboxila com

frequência são metil esterificados. (B) Ramnogalacturonano | (RG |) é um domínio péctico muito grande, com uma cadeia principal alternando GalA e (152)-a-D-ramnose (Rha). As cadeias laterais estão ligadas à ramnose e são compostas principalmente de arabinanos (C), galactanos e arabinogalactanos (D). Essas cadeias laterais podem ser curtas ou muito longas. Os resíduos de ácido galacturônico frequentemente são metil esterificados. (De Carpita e McCann, 2000.)

 arabinose. Esses diferentes polissacarídeos com frequência são covalentemente ligados uns aos outros, formando grandes estruturas macromoleculares (cerca de 10º Da). Estudos de RMN indicam que as pectinas fazem contato com as superfícies celulósicas na parede; estudos consistentes mostraram que as cadeias laterais neutras de pectinas podem se ligar às superfícies de celulose, embora mais fracamente do que fazem as hemiceluloses. Os resultados em RMN também indicam que as pectinas têm íntima associação com os xiloglucanos. Há também evidências de ligações covalentes entre pectinas e hemiceluloses, e um estudo recente identificou um complexo covalente contendo proteína arabinogalactano, pectina e xilano; entretanto, a extensão e o significado dessa ligação cruzada na função da parede celular primária ainda são incertos. Os três principais polissacarídeos pécticos, algumas vezes denominados domínios pécticos, são homogalacturonano (HG), ramnogalacturonano | (RG |) e ramnogalacturonano II (RG II) (Figura 14.9). O HG é uma cadeia linear de resíduos de (1 > 4)-a-D-ácido glicurônico, alguns dos quais são metil esterificados. É a pectina mais abundante nas paredes primárias. O RG I tem uma longa cadeia principal de resíduos alternados de ramnoses e ácidos galacturônicos; ele transporta longas cadeias laterais de arabinanos, galactanos e o chamado arabinogalactano do tipo 1, 389 conhecido coletivamente como polissacarídeo péctico neutro. O RG IL o menos abundante desses domínios pécticos, contém uma cadeia principal de HG dotada de cadeias laterais com pelo menos dez diferentes açúcares em um padrão complexo de ligações. Embora RG Ie RG Il tenham nomes similares, eles têm estruturas muito diferentes. Tem sido proposto que, na parede, esses domínios pécticos são ligados covalentemente de ponta a ponta. A Figura 14.10 ilustra um esquema hipotético para as ligações de HG, RG Ie RG II. Entretanto, nem todos os polissacarídeos pécticos são anexados a essas grandes estruturas. Por exemplo, a maioria dos arabinanos e galactanos não estava ligada a polissacarídeos ácidos nas paredes celulares Figura 14.10 (A) Modelo esquemático ilustrando o arranjo linear entre os vários domínios pécticos, incluindo ramnogalacturonano | (RG |), homogalacturonano (HG) e ramnogalacturonano II (RG Il). A estrutura não é quantitativamente precisa: HG deve ser cerca de dez

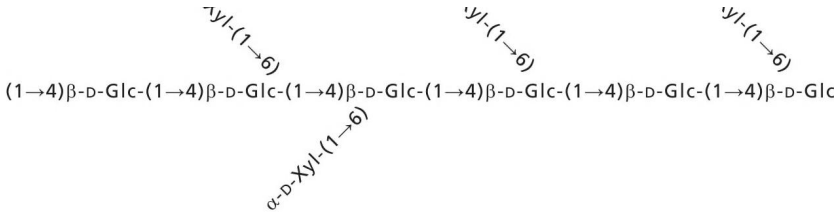
vezes mais abundante e RG | cerca de duas vezes mais abundante. Kdo = 3-Desóxi-D-mano-2-ácido octulosônico; D-Dha = di-hidroxiacetona. (B) A formação de uma rede de pectina envolve pontes iônicas dos grupos carboxila (COO”) não esterificados por íons cálcio. Quando bloqueados por grupos metil esterificados, os grupos carboxila não podem participar desse tipo de formação de rede intercadeia. Da mesma forma, a presença de cadeias laterais na cadeia principal interfere na formação da rede. (A de Mohnen, 2008; B de Carpita e McCann, 2000.) () tácido acérico (D) Ácido galacturônico (OD) Borato E) D-apiose o Ácido glicurônico e D-dha (A) () varabinose () Kdo (D) L-fucose (> Lramnose () p-galactose (D 1-galactose (O) D-xilose O Grupo acetil O Grupo metil Ramnogalacturonano | (RG |) (B) Ligação iônica da rede de pectina por cálcio aih q f o=c 0H 0=C jo) HO 0= E e É it ir Homogalacturonano (HG) HO 0= Ramnogalacturonano II (RG II) OH o Há oH 0=C Em HO 0= A o e e c / fo)

 de caules em crescimento de ervilha; HG foi solubilizado sem outros componentes pécticos das paredes celulares do milho por métodos não enzimáticos de ação moderada. Ligações cruzadas adicionais de polissacarídeos pécticos ocorrem via borato de diéster entre dois domínios de RG II. Tal interligação é importante para a estrutura da parede e para a resistência mecânica dos tecidos. Em alguns grupos de plantas como Amaranthaceae, que inclui o espinafre e a beterraba, os arabinanos e os galactanos pécticos são esterificados com ácido felúrico, o qual pode sofrer reações oxidativas para formar ligações cruzadas de diferulato. Quando o HG é inicialmente sintetizado, muitos grupos carboxila ácidos são metil esterificados, formando um polissacarídeo menos carregado. A remoção de metil ésteres na parede celular pelas enzimas pectinas metil esterases facilita a ligação cruzada iônica de HG e a formação do gel. Desesterificação extensiva em blocos de HG restaura o grupo carboxila carregado e possibilita que íons cálcio formem pontes iônicas entre cadeias adjacentes, resultando em um gel relativamente consistente. A solubilização das pectinas por quelantes de cálcio é baseada na remoção dessas pontes de cálcio. A formação de gel iônico pelo HG é importante para a adesão das células pela lamela média e torna a parede celular primária menos extensível. A desesterificação de HG também tem um papel na iniciação do primórdio foliar no meristema apical caulinar e no crescimento do tubo polínico. Pela criação livre de grupos carboxila, a desesterificação também aumenta a densidade da carga elétrica na parede, o que, por sua vez, pode influenciar a concentração de íons na parede, as atividades de enzimas da parede e, possivelmente, a distribuição de moléculas de sinalização carregadas. O HG é sintetizado no complexo de Golgi por uma glicosiltransferase denominada GAUT1, que transfere ácido galacturônico de um doador UDP para um receptor HG. GAUTT é parte de um complexo proteico que é ancorado na face mais interna da membrana do complexo de Golgi por uma proteína relacionada, porém enzimaticamente inativa, GAUTY7. Acredita-se que o complexo de Golgi contenha numerosas outras enzimas que participam da síntese de outros polissacarídeos de parede; entretanto essas enzimas ainda não foram bem caracterizadas. As hemiceluloses são polissacarídeos de matriz que se ligam à celulose

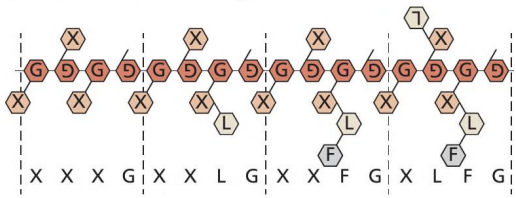
As hemiceluloses constituem um grupo heterogêneo de polissacarídeos (Figura 14.11) que são firmemente ligados à parede. Elas geralmente têm uma alta capacidade de se ligar à celulose in vitro e provavelmente desempenham um papel importante na montagem de microfibrilas de celulose para formar uma parede celular coerente in vivo. A hemicelulose dominante nas paredes celulares primárias da maioria das plantas terrestres é o xiloglucano, que consiste em um (14)-B-D-glucano ornamentado com resíduos de (1 + 6)-a-D-xilosil (ver Figura 14.114). A estrutura do xiloglucano mostra alguma variabilidade entre as espécies. Na maioria das eudicotiledôneas, 30 a 40% dos resíduos de xilose são anexados a um resíduo de galactose, que, por sua vez, pode conter um resíduo de fucose terminal. Uma nomenclatura concisa tem sido desenvolvida para se referir ao padrão de ramificação de xiloglucano (ver Figura 14.11B): por exemplo, G é usado para um resíduo de glicose não substituído; X significa que a glicose é substituída somente por xilose; L é usado para uma cadeia lateral de xilose-galactose, e F denota uma cadeia lateral de xilose-galactose-fucose. Os xiloglucanos têm uma subestrutura recorrente na qual um de cada quatro resíduos de glicose na cadeia principal é não substituído (não contém uma cadeia lateral de açúcar). A digestão de endoglucanase de xiloglucanos da maioria dos recursos de eudicotiledôneas produz três oligossacarídeos principais com quatro resíduos de glicose na cadeia principal, designados XXXG, XXFG e XLFG. Por outro lado, os xiloglucanos nas paredes celulares de gramíneas são predominantemente constituídos de unidades repetidas de XXGG, XXGGG e XXGGGG. Plantas da família Solanaceae, como o tomateiro, utilizam um resíduo de arabinose no lugar de galactose, o qual parece ser funcionalmente equivalente à mecânica da parede celular. Glicosidases são capazes de remover açúcares da cadeia lateral, resultando em xiloglucanos com baixo grau de substituição, os quais se ligam mais firmemente à celulose. Diferentemente da maioria das plantas terrestres, a hemicelulose dominante nas paredes celulares primárias das gramíneas (Poaceae) é o arabinoxilano (também conhecido como glucuronoarabinoxilano ou GAX; ver Figura 14.110). Xiloglucanos e pectinas também estão presentes nas paredes celulares das gramíneas, mas são muito menos abundantes. GAX tem uma cadeia principal de (154)-B-Dxilano substituída com resíduos de (13)-a-L-arabinose; cerca de 1 resíduo em 50 é substituído com (1 + 2)-a-D-

ácido glicurônico. O grau de substituição de arabinose varia amplamente, de mais de 80% a menos de 10%. Diferentemente da maioria das hemiceluloses, o GAX altamente substituído não é firmemente ligado à parede celular, não se liga à celulose in vitro e é rapidamente solubilizado da parede celular sob condições moderadas usadas para extração de pectinas. Alguns dos resíduos de arabinose contêm grupos de ferulatos anexados por uma ligação de éster. O acoplamento oxidativo de grupos de ferulatos resulta em ligações cruzadas entre GAX; tais interligações reduzem a digestibilidade das gramíneas (i.e., para alimentação de vacas e ovelhas) e podem reduzir a extensibilidade da parede celular. Ferulatos também funcionam como sítios de nucleação para polimerização de ligninas nas paredes de gramíneas. Além do GAX, as paredes celulares primárias das gramíneas também contêm (13;1 > 4)-B-glicano de cadeia mista. Considera-se que o glucano de cadeia mista se ligue firmemente à superfície da celulose, reduzindo as interações celulose-celulose, enquanto o GAX menos substituído possa ter uma função de ligação cruzada. As paredes secundárias de tecidos lenhosos contêm pouco xiloglucano ou pectina; em vez disso, os polissacarídeos da matriz são principalmente xilanos e glucoma

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão 391 (A) Xiloglucano | á I E I I I 1 1 1 fo) o. fo) (o) O > cH/0H Ho. OH HO. HOCH: | no Figura 14.11 Estruturas parciais das principais hemiceluloses. (Para detalhes da nomenclatura dos carboidratos, ver Tópico 14.1 na internet.) (A) O xiloglucano tem uma cadeia principal de ligações (1—4)-B-D-glicose (Glc), com ramificações (16) contendo a-D-xilose (Xil). Em alguns casos, galactose (Gal) e fucose (Fuc) são adicionadas às cadeias laterais de xilose. (B) Esquema da nomenclatura para cadeias laterais de xiloglucano. G, resíduo de glicose não substituído; X, glicose substituída somente com xilose; L, cadeia lateral de xilose-galactose; F, cadeia lateral de xilose-galactose-fucose. (C) Os glucuronoarabinoxilanos (GAX) têm uma cadeia principal com ligação (1—4)-B-D-xilose (Xil) com cadeias laterais de arabinose (Ara) e menos frequentemente, com ácido glicurônico (GlcA) ou resíduos de ácido 4-O-metil-glicurônico. Nas gramíneas, alguns dos resíduos I I I I I I I I o I q I “a o, o, Éster de arabinose carregam ésteres de ácidos fe(C) Glucuronoarabinoxilano (GAX) es = o rúlicos. (D) Os glucomananos têm uma cadeia erúlico principal consistindo em resíduos com ligações (154)-B-D-glicose (Glc) e manose (Man), com poucas cadeias laterais com ligações q(1 > 6)galactose. (De Carpita e McCann, 2000.) a "y > » (1549)p-D-XyI-(1 > 4)p-D-XyI-(1 > 4)p-D-Xy1-(1 > 4)p-D-XyI-(1 > 4)p-D-XyI-(1 > 4)p-D-Xy o o RA q % Cc! X ka) e há [ei [ed (D) Glucomanano Ho. oH «0 HOCH > I I I I I I I I Ho oH HoCH O, “LN HOCH: DANA HocH O, ; HO. ing Ho pr 6H 6H N-0. (o) fo) o fo) o jo) | I H I H I | HocH SO HO. OH | Hoch “o Ho oct “o HO | HOCH > I I I | | fo) oH | I I I HOCHz S549)p-D-Gle-(1 > 4)p-D-Gle-(1 > 4)p-D-Glc-(1 > 4)p-D-Gle-(1 > 4)B-D-Man-(1 > 4)p-D-Man-(1 > 4)B-D-Man-(1 > 4)B-D-Man-(1 > 4)p-D-Man-(1 > B Fe M & nanos com baixo grau de substituição da cadeia lateral. | A maioria das hemiceluloses de paredes secundárias varia Essas hemiceluloses ligam-se firmemente à celulose e re-. conforme a origem: em paredes secundárias de eudicotiquerem que um alcalino forte seja solubilizado da parede. ledôneas, a hemicelulose dominante é o glucuronoxilano,



(B) Nomenclatura do xiloglucano



 com menores quantidades de glucomananos. O glucuronoxilano é semelhante ao GAX (ver Figura 14.110), mas sem as cadeias laterais de arabinose, e o ácido glicurônico é substituído no 4-O-metil. O glucomanano tem uma cadeia principal consistindo em (14) -elicose e resíduos de manose, com raras cadeias laterais de galactose (ver Figura 14.11D). Em lenhos de gimnospermas, a maioria das hemiceluloses é glucomanano, com menores quantidades de arabinoxilano substituído com resíduos de 4-0-metilglucoronil. O GAX de baixo grau de substituição é a hemicelulose predominante nas paredes secundárias das gramíneas. A baixa frequência de cadeias laterais nessas hemiceluloses possibilita que se liguem mais fortemente à celulose, embalando-se firmemente na parede celular. Estrutura e função da parede celular primária No início de suas vidas, as células vegetais formam uma parede celular flexível que é extensível e capaz de incorporar novo material estrutural, assim como estender a parede. A estrutura da parede, em geral, consiste em camadas finas feitas de microfibrilas de celulose longas incluídas em uma matriz hidratada de polissacarídeos não celulósicos e de uma pequena quantidade de proteínas não enzimáticas (ver Figura 14.8, Tabela 14.1). Essa estrutura confere uma combinação ideal de flexibilidade e resistência à parede celular em crescimento, que deve ser tanto extensível como rígida. A parede celular primária é composta de microfibrilas de celulose incluídas em uma matriz de pectinas e hemiceluloses Pela massa seca, as paredes celulares primárias em geral contêm cerca de 40% de pectinas, 25% de celulose e 20% de hemicelulose, com talvez 5% de proteínas, e o restante composto de diversos outros materiais. Entretanto, grandes desvios desses valores típicos podem ser encontrados entre espécies. As paredes de células de coleóptilos de gramíneas, por exemplo, consistem em 60 a 70% de hemicelulose (GAX), 20 a 25% de celulose e apenas cerca de 10% de pectinas. As paredes celulares do endosperma de cereais podem conter cerca de 2% de celulose, com a hemicelulose compondo a maior parte da parede. As paredes celulares do parênquima do aipo e da beterraba contêm, principalmente, celulose e pectinas, e apenas 4% de hemicelulose. A parede na extremidade de tubos polínicos parece ser constituída principalmente de pectina, com pequenas quantidades de celulose para reforçar a estrutura apical. A composição da parede e as

estruturas dos polissacarídeos não são estáticas, mas podem mudar durante o desenvolvimento como resultado de padrões alterados da síntese e pela ação de enzimas que podem retirar cadeias laterais e digerir pectinas e hemiceluloses. Logo, pode ser inadequado falar em paredes celulares primárias “típicas”, uma vez que elas podem ser muito diversas. O que as paredes primárias têm em comum é que elas são formadas por células em crescimento, contêm uma matriz altamente hidratada entre as microfibrilas de celulose e têm a capacidade de expandir em área de superfície, pelo menos durante o crescimento celular. Isso contrasta com as paredes secundárias, que são agregadas mais densamente e têm um papel estrutural e de reforço incompatível com a sua expansão. A parede primária contém uma quantidade considerável de água (cerca de 75%), localizada principalmente na matriz. O estado de hidratação da matriz é um determinante muito importante nas propriedades físicas da parede; por exemplo, a remoção da água torna a parede mais rígida e menos extensível e isso é um fator que contribui para a inibição do crescimento da planta pelo déficit hídrico. A desidratação da parede celular também pode ser importante no fortalecimento das paredes celulares durante a lignificação, um processo que conduz água para fora da parede celular e resulta em uma parede mais rígida que resiste ao ataque enzimático. As novas paredes celulares primárias são construídas durante a citocinese e continuam sendo construídas durante o crescimento As paredes primárias originam-se de novo durante os estágios finais da divisão celular, quando a placa celular recém-formada separa as duas células-filhas e solidifica em uma parede estável que é capaz de suportar o estresse físico gerado pela pressão de turgor. A placa celular forma-se quando as vesículas do Golgi e as cisternas do retículo endoplasmático se agregam na área mediana do fuso de uma célula em divisão. Essa agregação é organizada pelo fragmoplasto, uma reunião complexa de microtúbulos, membranas e vesículas que se forma durante o final da anáfase ou o começo da telófase (ver Capítulo 1). As membranas das vesículas fusionam-se entre si e com a membrana plasmática lateral para formar a nova membrana plasmática que separa as células-filhas. Os conteúdos das vesículas funcionam como precursores a partir dos quais a nova lamela média e a parede primária são montadas. A “vida” de um polímero particular pode ser delineada, sendo assim resumida: Síntese — depósito — construção — modificação Em um dado

momento, os polímeros de parede podem aparecer em algum ou em todos esses estágios de formação. A síntese e o depósito dos principais polímeros de parede já foram descritos. As modificações podem alterar as interações entre os componentes da parede ou podem fazer parte dos processos de perda de polissacarídeos e desarranjo da parede. Aqui será considerada a construção do polímero de parede em uma rede coesa; mais tarde, serão consideradas as modificações que afetam a expansão celular. Após sua secreção no apoplasto, os polímeros de parede precisam ser reunidos em uma estrutura coesa, isto é, os polímeros individuais devem alcançar o arranjo físico e as relações de ligação que são característicos da parede primária (em crescimento) e que conferem a eles resistência à tensão e extensibilidade. Embora os detalhes da construção da parede não sejam completamente com

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão preendidos, a autoconstrução e a construção mediada por enzimas são fundamentais no processo. AUTOCONSTRUÇÃO A autoconstrução é um conceito atrativo porque seu mecanismo é simples. Muitos polissacarídeos possuem uma nítida tendência de se agregarem espontaneamente em estruturas organizadas. A agregação pode tornar tecnicamente difícil a separação das hemiceluloses em seus polímeros componentes. Em comparação, as pectinas são mais solúveis e tendem a formar redes (géis) isotrópicas (dispostas ao acaso) dispersas. A autoconstrução pode não contar tudo, porque quando as hemiceluloses são unidas em celulose in vitro, suas ligações são muito mais fracas que no caso de paredes celulares reais. Essa discrepância sugere o envolvimento de outros processos necessários para tornar fortes as redes na parede. CONSTRUÇÃO MEDIADA POR ENZIMAS Além da autoconstrução, as enzimas podem facilitar a construção da parede. Um participante fundamental da construção da parede mediada por enzimas é a xiloglucano endotransglicosilase (XET). Essa enzima, que pertence à grande família de enzimas denominadas xiloglucanos endotransglicosilase/hidrolase (XTHs), tem a capacidade de clivar a cadeia principal de um xiloglucano e juntar uma extremidade do xiloglucano cortado com a extremidade livre de um xiloglucano aceptor (Figura 14.12). Tal reação de transferência integra xiloglucanos recém-sintetizados à parede celular, potencialmente reforçando-a. Transglicosilases com outras especificidades Xiloglucano doador ão, Xiloglucano Etapa 1 endotransglicosilase (XET) Grupo livre Complexo xiloglucano-enzima B Xiloglucano aceptor Etapa 2 Produto híbrido Figura 14.12 Ação da xiloglucano endotransglicosilase (XET), clivando e unindo polímeros de xiloglucano em novas configurações. Etapa 1: A enzima cliva uma molécula de xiloglucano (xiloglucano doador), formando um complexo de longa vida em que o xiloglucano é ligado de forma covalente à enzima. Etapa 2: A seguir, a enzima transfere a cadeia de xiloglucano para a extremidade não reduzida de um segundo xiloglucano (xiloglucano aceptor), resultando em um produto híbrido. (De Fry, 2004.) 393 de substratos têm sido recentemente detectadas nas paredes celulares das plantas; entretanto, suas funções biológicas ainda não foram avaliadas. Outras enzimas que podem auxiliar na construção da parede incluem glicosidases,

pectina metil esterase e diferentes oxidases. Algumas glicosidases removem as cadeias laterais das hemiceluloses, aumentando a tendência de aderência entre elas e a superfície das microfibrilas de celulose. Como descrito na seção anterior, a pectina metil esterase remove metil ésteres que bloqueiam os grupos ácidos de HG, melhorando, assim, a capacidade do HG de formar uma rede de gel com pontes de Ca". As oxidases, como a peroxidase, catalisam ligações cruzadas entre grupos fenólicos (tirosina, fenilalanina, ácido ferúlico) em proteínas, pectinas e outros polímeros de parede. Essa ligação cruzada oxidativa também é a base de formação da lignina, que será discutida mais adiante no capítulo. Mecanismos de expansão celular Durante o aumento da célula vegetal, novos polímeros de parede são continuamente sintetizados e secretados, ao mesmo tempo em que a parede preexistente se expande. A expansão da parede pode ser altamente localizada (como no caso do crescimento apical) ou mais dispersa sobre toda a sua superfície (crescimento difuso) (Figura 14.13). O crescimento apical é característico de pelos de raízes e tubos polínicos; ele é intimamente relacionado ao citoesqueleto, em especial microfilamentos de actina (ver Ensaio 14.1 na internet). A maioria das outras células no corpo da planta exibe o crescimento difuso, relacionado às atividades dos microtúbulos e dos microfilamentos de actina. Células como as fibras, algumas esclereides e tricomas, crescem segundo um padrão que é intermediário entre o crescimento difuso e o apical. (A) Crescimento apical Marcas sobre a superfície celular . Expansão celular (B) Crescimento difuso E — Figura 14.13 A superfície celular expande-se diferentemente durante os crescimentos apical e difuso. (A) A expansão de uma célula em crescimento apical é restrita ao domo apical na extremidade da célula. Se forem colocadas marcas na superfície da célula e ela tiver possibilidade de continuar a crescer, apenas as marcas que estavam inicialmente no domo apical se tornam afastadas. Os pelos das raízes e os tubos polínicos são exemplos de células vegetais que exibem crescimento apical. (B) Se as marcas forem dispostas sobre a superfície de uma célula em crescimento difuso, a distância entre todas as marcas aumenta à medida que a célula cresce. A maioria das células de plantas multicelulares apresenta crescimento difuso.

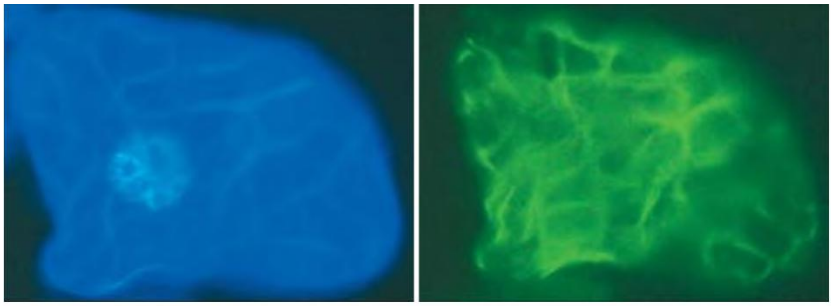
Entretanto, mesmo em células com crescimento difuso, partes distintas da parede podem expandir-se em diferentes taxas ou direções. Por exemplo, em células corticais do caule, as paredes da extremidade crescem muito menos que as laterais. Essa diferença pode ser atribuída a variações estruturais ou enzimáticas em paredes específicas ou a variações nos estresses sofridos por diferentes paredes. Como consequência desse padrão desigual na expansão da parede, as células vegetais podem assumir formas irregulares. A orientação das microfibrilas influencia a direção de células com crescimento difuso Durante o crescimento, a parede celular frouxa é estendida por forças físicas geradas da pressão de turgor da célula. A pressão de turgor cria uma força dirigida para fora, igual em todas as direções. A direção do crescimento é determinada em grande parte pela estrutura da parede celular — especificamente pela orientação das microfibrilas de celulose. Quando formadas primeiro no meristema, as células são isodiamétricas, isto é possuem diâmetros iguais em todas as direções. Se a orientação das microfibrilas de celulose na parede celular primária é disposta aleatoriamente, as células crescem isotropicamente (igualmente em todas as direções), expandindo-se radialmente para gerar uma esfera (Figura 14.14A). Na maioria das paredes celulares das plantas, contudo, as microfibrilas de celulose são alinhadas em uma direção preferencial, resultando em um crescimento anisotrópico (p. ex. no caule, as células aumentam mais em comprimento do que em largura). Nas paredes laterais de células em alongamento, como as células do parênquima cortical e as células vasculares de caules e raízes, ou de células entrenodais gigantes da alga verde filamentosa Nitella, as microfibrilas de celulose são depositadas de maneira circunferencial (transversalmente) em ângulos retos em relação ao eixo longitudinal da célula. O arranjo circunferencial das microfibrilas de celulose restringe o crescimento em circunferência e promove o crescimento em comprimento (Figura 14.14B). O depósito da parede continua à medida que a célula se expande. De acordo com a hipótese de crescimento em multirrede, cada camada sucessiva de parede é estendida e fica mais fina à medida que a célula cresce, de modo que seria esperado que as microfibrilas em camadas de parede celular mais velhas se tornem passivamente reorientadas na

direção longitudinal à medida que as células se alongam. As evidências da reorientação passiva têm sido relatadas para células em crescimento de raízes de Arabidopsis marcadas com fluorocromo, que possibilita a observação dos feixes de microfibrilas de celulose por microscopia confocal. Outras observações lançam dúvidas na universalidade do crescimento em multirrede. Em um estudo para testar a capacidade das microfibrilas da parede celular de reorientarem-se passivamente em resposta à tensão da parede, segmentos isolados da parede de hipocótilos em crescimento foram submetidos à lenta extensão sob condições que imitassem um crescimento normal; o efeito dessa extensão na (A) Microfibrilas de celulose orientadas aleatoriamente LS] =: Figura 14.14 A orientação de microfibrilas de celulose recém-depositadas determina a direção da expansão celular. (A) Se a parede celular for reforçada por microfibrilas de celulose orientadas aleatoriamente, a célula irá expandir-se igualmente em todas as direções, formando uma esfera. (B) Quando a maioria das microfibrilas do reforço tem a mesma orientação, a expansão celular ocorre perpendicularmente à orientação dessas microfibrilas e é limitada na direção do reforço. Nesse caso, a orientação da microfibrila é transversal, de modo que a expansão celular é longitudinal. orientação das microfibrilas de celulose na superfície interna da parede foi examinado em microscopia eletrônica. Ao permitir que a parede se estenda lentamente em 20 a 30%, houve falha na alteração do ângulo transversal das microfibrilas na superfície da parede interna, sugerindo que as microfibrilas tenham se separado umas das outras de uma maneira coordenada. Esses e outros resultados sugerem que a expansão da parede envolve um afrouxamento seletivo das junções que mantêm as microfibrilas unidas, em vez de um afrouxamento generalizado da matriz. Outros experimentos sugerem que as camadas mais velhas da parede celular (i.e. a metade externa) podem ser tão fragmentadas como resultado de seu alargamento que pouco podem contribuir para o controle do crescimento. Por essa hipótese, um quarto da parede interna domina o controle da expansão celular (ver Tópico 14.3 na internet). Até agora, foi considerado apenas um único padrão de crescimento difuso. Entretanto, as chamadas células fundamentais (pavement cells) na epiderme de muitas folhas de eudicotiledôneas exibem uma situação mais complicada. Essas células são altamente lobadas, criando um padrão de encaixe que lembra peças de

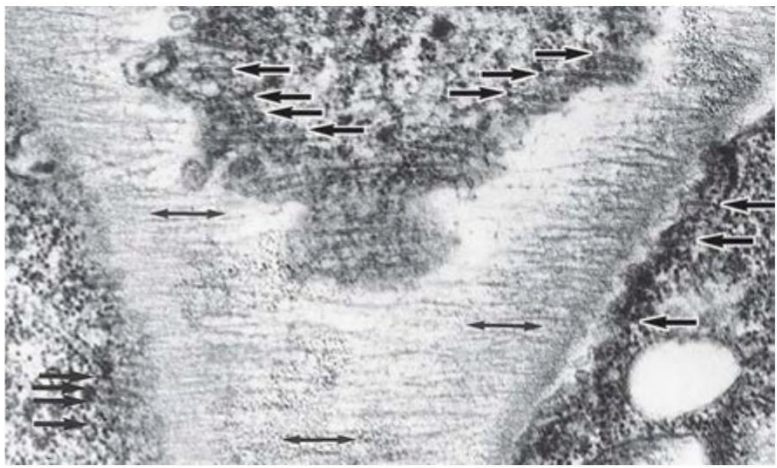
quebra-cabeça (Figura 14,15A e B). Esse padrão de interdigitação na expansão da parede celular combina aspectos de crescimento difuso e crescimento apical e requer a ação de pequenas proteínas de ligação a GTP denominadas ROP (tipo Rho de plantas) GTPases e de suas proteínas de ativação denominadas RICs (proteína interativa com ROP contendo motivo CRIB) (Figura 14.15C). Essas proteínas organizam o citoesqueleto (microfilamentos de actina e microtúbulos de tubulina),

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão Figura 14.15 Crescimento celular por interdigitação de células fundamentais da folha e sua regulação pelas ROP GTPases. (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de varredura de células fundamentais (pavement cells) de uma folha de Arabidopsis. Observe a aparência de quebra-cabeça. (B) A imagem de células fundamentais em imunofluorescência mostra mais claramente os lobos e as reentrâncias formados por células interdigitadas. (C) Um modelo para explicar o papel de (O ROP GTPases e seus efetores (RICs) na morfogênese foliar. As ROP2/4 GTPases, quando ativadas por RIC4, promovem a formação de microfilamentos de actina em regiões de crescimento de lobos; quando ativadas por RIC1, elas promovem a formação de feixes de microtúbulos na região mais estreita de cada lobo. Essas mudanças no citoesqueleto, de certa forma, atuam como sinais para orientar a direção do crescimento da parede. (A cortesia de Daniel Szymanski; B de Settleman, 2005, cortesia de J. Settleman; C de Fu et al., 2005.) o qual transporta material e catalisadores para o controle local do crescimento da parede celular. Como será descrito mais adiante, o citoesqueleto tem um papel central na regulação do crescimento da parede celular. Os microtúbulos corticais influenciam a orientação de microfibrilas recém-depositadas As microfibrilas de celulose recém-depositadas geralmente estão coalinhadas com microtúbulos dispostos no citoplasma, próximos à membrana plasmática (Figura 14.16). (A) 395 Estreita- AN a Va Nel Microtúbulos Microfilamentos de actina F Um exemplo notável ocorre nos elementos de vaso (xilema), onde bandas de microtúbulos corticais marcam os locais dos espessamentos da parede secundária e também os sítios de localização de CESA. Além disso, uma ruptura experimental da organização de microtúbulos com drogas ou por defeitos genéticos muitas vezes provoca a desorganização da estrutura e do crescimento da parede. Por exemplo, várias drogas ligam-se à tubulina, a subunidade proteica de microtúbulos, fazendo-os se despolimerizarem. Quando raízes em crescimento são tratadas com drogas que despolarizam os microtúbulos, como a orizalina, a região de alongamento expande-se lateralmente, tornando-se bulbosa e semelhante a um tumor (Figura 14.17A e B). Esse rompimento no crescimento é devido à expansão isotrópica das células; isto é, elas aumentam como uma esfera, em vez de se

alongarem. A destruição de microtúbulos nas células em Figura 14.16 A orientação de microtúbulos no citoplasma cortical reflete a orientação de microfibrilas de celulose recém-depositadas nas paredes de células que estão em alongamento. (A) A disposição de microtúbulos pode ser revelada com anticorpos marcados para a tubulina (proteína de microtúbulo) sob fluorescência. Nesse elemento traqueal em diferenciação, de uma cultura de células em suspensão de Zinnia, o padrão de microtúbulos (verde) reflete a orientação das microfibrilas de celulose na parede, conforme mostrado pela marcação com calcoflúor (azul). (B) O alinhamento de microfibrilas de celulose na parede celular pode, às vezes, ser observado em cortes preparados para microscopia eletrônica, como nesta micrografia de um elemento de tubo crivado em desenvolvimento, em uma raiz de Azolla (uma pteridófita aquática). O eixo longitudinal da raiz e o elemento de tubo crivado dispõem-se verticalmente. Tanto as microfibrilas de parede (setas de duas pontas) como os microtúbulos corticais (setas de uma ponta) são alinhados transversalmente. (A cortesia de Robert W. Seagull; B cortesia de A. Hardham.)

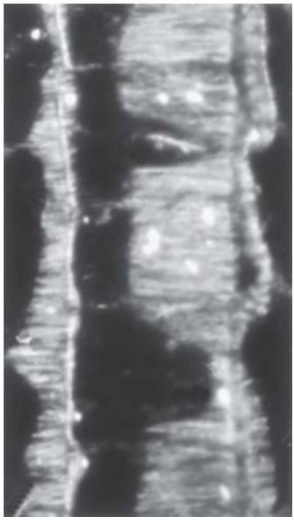


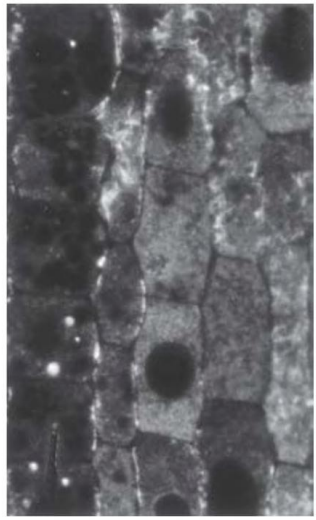
(B)



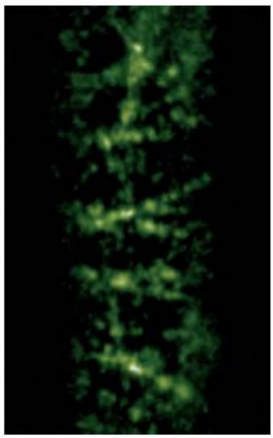
Controle (sem tratamento (A) com droga) 1 LM de orizalina Figura 14.17 O rompimento de microtúbulos corticais provoca um aumento drástico na expansão celular radial e um concomitante decréscimo no alongamento. (A) Raiz de plântula de Arabidopsis tratada com 1 uM de orizalina (droga despolimerizadora de microtúbulos) por dois dias antes de ser feita esta fotomicrografia. A droga alterou a polaridade do crescimento. (B) Os microtúbulos foram visualizados por meio de uma técnica de imunofluorescência indireta e um anticorpo antitubulina. Enquanto os microtúbulos corticais no controle estão orientados em ângulos retos em relação à direção do alongamento celular, pouquíssimos microtúbulos permanecem em raízes tratadas com 1 uM de orizalina. (C) Imagens de proteína CESA (painel da esquerda) e de microtúbulos (painel central), marcados por fluorocromos, indicam que os microtúbulos orientam as trajetórias de movimento de CESA na membrana plasmática, guiando, assim, a orientação das microfibrilas de celulose. O painel da direita mostra a sobreposição das duas imagens. (A e B de Baskin et al., 1994, cortesia de T. Baskin; C de Gutierrez et al., 2009.) crescimento induzida por droga interfere no depósito transversal de celulose. As microfibrilas de celulose continuam a ser sintetizadas na ausência de microtúbulos, mas elas são depositadas de maneira aleatória, e, como consequência, as células expandem-se igualmente em todas as direções. Essas e outras observações têm levado à sugestão de que os microtúbulos servem como caminhos que guiam ou direcionam o movimento de complexos CESA à medida que sintetizam microfibrilas (ver Ensaio 14.2 na internet). O movimento de CESA em células vivas foi visualizado pela expressão da fusão de CESA com um marcador fluorescente de proteína. As unidades de CESA foram observadas movendo-se dentro da membrana plasmática ao longo dos microtúbulos (Figura 14.170); elas também foram observaControle (sem (B) tratamento com droga) 1 LM de orizalina E = = = = A 5 um das sendo inseridas à membrana plasmática oriundas do complexo de Golgi em compartimentos de microtúbulos unidos. Um ligante molecular entre CESA e microtúbulos foi identificado recentemente como CSI (proteína interativa CESA 1, de CESA interactive protein 1), fornecendo uma relação entre o citoesqueleto e a orientação da celulose. Esses resultados, obtidos por microscopia

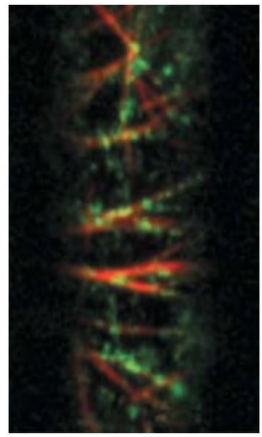
confocal e genética, revelam novos detalhes de como o citoesqueleto direciona a organização da parede celular. A extensão e a taxa do crescimento celular As células vegetais em geral expandem-se de dez a mil vezes em volume antes de alcançar a maturidade. Em casos extremos, as células podem aumentar mais que dez mil vezes em volume, comparadas com suas iniciais meristemáticas (p. ex. elementos de vaso). A parede celular experimenta essa expansão profunda sem perder sua integridade mecânica e sem tornar-se mais delgada. Logo, os polímeros recém-sintetizados são integrados dentro da parede sem desestabilizá-la. Não se sabe exatamente como essa integração é realizada, embora a autoconstrução e a XET





(C)





 tenham, provavelmente, funções importantes, conforme descrito no início deste capítulo. Esse processo de integração pode ser particularmente importante para pelos que crescem de maneira rápida em raízes, tubos polínicos e outras células especializadas que exibem crescimento apical. Nesses locais, a região de depósito da parede e expansão superficial é localizada no domo hemisférico no ápice da célula tubular, e onde a expansão celular e o depósito da parede devem estar rigorosamente coordenados. Em células que se desenvolvem rapidamente com crescimento apical, a parede duplica sua área de superfície e, em minutos, é deslocada para a parte da célula que não está se expandindo. Trata-se de uma taxa de expansão da parede muito maior que a normalmente encontrada em células com crescimento difuso, onde as taxas de crescimento são de cerca de 1 a 10% por hora. Em função dessas taxas de expansão rápidas, as células com crescimento apical são altamente suscetíveis ao adelgaçamento e ao rompimento da parede. Modelos mecânicos e citológicos do crescimento apical do tubo polínico dão uma ideia sobre como a expansão e a adição dos componentes de parede necessitam ser coordenadas para um crescimento apical estável. Embora os crescimentos difuso e apical pareçam ter mecanismos distintos, ambos os tipos de expansão de parede devem ter processos análogos, se não idênticos, de integração de polímeros, relaxamento do estresse da parede e movimentos sutis dos polímeros de parede. Muitos fatores influenciam a taxa de expansão da parede celular. O tipo e a idade da célula são importantes fatores de desenvolvimento. Portanto, há também hormônios, como a auxina e a giberelina. As condições ambientais, como a luz e a disponibilidade de água, podem, da mesma forma, modular a expansão celular. Esses fatores internos e externos provavelmente modificam a expansão celular mediante alteração da maneira como a parede é afrouxada, de modo que ela amolece (estende-se irreversivelmente) de maneira diferente. Nesse contexto, falamos em propriedades de amolecimento da parede celular. O relaxamento do estresse da parede celular dirige a captação de água e a expansão da célula Como a parede celular é a maior barreira mecânica que limita a expansão celular, tem sido dada muita atenção às suas propriedades físicas. Como um material polimérico hidratado, a parede celular vegetal tem propriedades físicas que são

intermediárias entre aquelas de um sólido e as de um líquido. São as propriedades viscoelásticas ou reológicas (de fluxo). As paredes das células que estão em crescimento em geral são menos rígidas que as das células maduras e, sob condições adequadas, exibem, a longo prazo, um alongamento irreversível, ou amolecimento, ausente ou quase ausente em células maduras. O relaxamento do estresse é um conceito decisivo para se compreender como as paredes celulares se expandem. O termo “estresse” é utilizado aqui no sentido mecânico, como força por unidade de área. Os estresses 397 da parede surgem como uma consequência inevitável do turgor celular. A pressão de turgor de células vegetais em crescimento em geral situa-se entre 0,3 e 1,0 megapascal (MPa). A pressão de turgor estende a parede celular e gera nela um estresse físico ou uma tensão de contrabalanço. Devido à geometria da célula (um grande volume pressurizado contido por uma parede delgada), essa tensão de parede é estimada em 10 a 100 MPa de estresse tênsil — sem dúvida, um estresse muito grande. Esse simples fato tem consequências importantes para a mecânica do aumento celular. Enquanto as células animais podem mudar a forma em resposta a forças geradas pelo citoesqueleto, essas forças são desprezíveis, quando comparadas àquelas produzidas pelo turgor, que são contrabalançadas pela parede celular vegetal. Portanto, para alterar a forma, as células vegetais precisam controlar a direção e a taxa de expansão da parede, o que elas realizam pelo depósito de celulose em uma orientação oblíqua (isso determina a direção da expansão da parede) e pelo afrouxamento seletivo das ligações entre microfibrilas. Esse afrouxamento bioquímico possibilita o movimento ou o deslizamento das microfibrilas de celulose e de seus polissacarídeos da matriz associados, aumentando, desse modo, a área de superfície da parede. Ao mesmo tempo, esse afrouxamento reduz o estresse físico na parede. O relaxamento do estresse da parede é crucial, pois permite às células vegetais em crescimento a redução de seu turgor e de potenciais hídricos, o que as capacita a absorver água e a se expandir. Sem relaxamento do estresse, a síntese da parede apenas a espessaria, mas não a expandiria; na verdade, o depósito e a expansão da parede não estão intimamente ligados em muitos casos. Durante o depósito da parede secundária em células que não estão crescendo, não ocorre o relaxamento do estresse e, consequentemente, o depósito de polissacarídeos resulta em uma parede celular espessada. Quando as

células vegetais passam por crescimento em expansão, o incremento de volume é gerado principalmente por captação de água. Essa água é destinada, principalmente, ao vacúolo, que ocupa uma proporção cada vez maior no volume da célula à medida que ela se expande. O Ensaio 14.3 na internet descreve como as células em crescimento regulam a captação de água e como essa captação é coordenada com o amolecimento da parede. O crescimento induzido por acidez e o relaxamento do estresse da parede são mediados por expansinas Uma característica comum de paredes celulares em crescimento é sua extensão muito mais rápida em pH ácido do que em pH neutro. Esse fenômeno é denominado crescimento ácido. Em células vivas, o crescimento ácido fica evidente quando as células em crescimento são tratadas com tampões ácidos ou com a droga fusicoccina, que induz a acidificação da solução da parede celular por meio da ativação de uma H'-ATPase (bomba de Hº na membrana plasmática.

Congelar, descongelar, Solução raspar que pode se tornar EO a | ácida Corte Transfor[| mador eletrônico mede a “Caule congelado-descongelado DA extensão E = 20,0 Tampão de J E É lolalárs Força É constante E 10,0 E [Tampão 9 de pH 7 Tampão de pH 7 [6] 0 = E l 60 Tempo (min) 90 Um exemplo de crescimento induzido por acidez pode ser encontrado na iniciação do pelo da raiz, em que o pH da parede local cai para um valor de 4,5 no momento em que a célula epidérmica começa a crescer para fora. O crescimento induzido por auxina também é associado à acidificação da parede, mas provavelmente não é suficiente para explicar toda a indução do crescimento por esse hormônio (ver Capítulo 19); outros processos de afrouxamento da parede podem também estar envolvidos. Contudo, esse mecanismo de extensão da parede dependente do pH parece ser um processo conservado evolutivamente, comum a todas as plantas terrestres, e está envolvido em uma diversidade de processos de crescimento. O crescimento ácido pode ser observado também em paredes celulares isoladas, que carecem de processos celulares, metabólicos e sintéticos normais. Tal observação implica no uso de um extensômetro para submeter a parede à tensão e para medir a longo prazo a extensão ou o “deslizamento” da parede (Figura 14.18). O termo deslizamento refere-se a uma extensão irreversível dependente do tempo, normalmente como resultado do escorregamento relativo de polímeros de parede. Quando Plântula de pepino A (A) anna Congelar, descongelar, raspar Figura 14.18 Extensão de paredes celulares isoladas induzida por acidez e medida em um extensômetro. A amostra de parede de células mortas é presa e colocada sob tensão em um extensômetro, que mede o comprimento com um transformador eletrônico ligado a um grampo. Quando a solução que circunda a parede é substituída por um tampão ácido (p. ex., pH 4,5), a parede estende-se irreversivelmente de uma maneira dependente do tempo (ela desliza). (De Durachko e Cosgrove, 2009.) as paredes em crescimento são incubadas em tampão neutro (pH 7) e presas em um extensômetro, elas se estendem brevemente quando a tensão é aplicada, mas a extensão logo cessa. Quando transferida para um tampão ácido (pH 5 ou menor), a parede começa a estender-se rapidamente e, em algumas ocasiões, continua por muitas horas. Esse deslizamento induzido por acidez é característico de paredes

de células em crescimento, mas não é observado nas paredes maduras (que não estão em crescimento). Quando pré-tratadas com aquecimento, proteases ou outros agentes que desnaturam proteínas, as paredes perdem sua capacidade de crescimento ácido. Esses resultados indicam que o crescimento ácido não é devido simplesmente às características físico-químicas da parede (p. ex. um enfraquecimento do gel de pectina), mas catalisado por uma ou mais proteínas de parede. A ideia de que proteínas são necessárias para o crescimento ácido foi confirmada em experimentos por reconstituição. Nesses experimentos, paredes inativadas pelo calor foram restauradas, respondendo quase totalmente ao crescimento ácido pela adição de proteínas extraídas de paredes em crescimento (Figura 14.19). Os componentes ativos provaram ser um grupo de proteínas denominadas expansinas. As expansinas catalisam a extensão dependente de pH e o relaxamento do estresse das paredes ceFigura 14.19 Esquema para a reconstituição da extensibilidade de paredes celulares isoladas. (A) As paredes celulares são preparadas conforme a Figura 14.18 e brevemente aquecidas para inativar a resposta endógena de extensão ácida. Para recuperar essa resposta, as proteínas são extraídas de paredes em crescimento e adicionadas à solução que circunda a parede. (B) A adição de proteínas contendo expansinas recupera as propriedades de extensão ácida da parede. (Segundo Cosgrove, 1997.) (B) Caule inativado pelo calor ————————» e 5. Parede Excisar a O Inativar | — 20 região em com calor s ae E crescimento º | Adição de expansina Aplicar Transformador õ proteína | eletrônico E 10 Pá à parede mede a o ampão : ERUEIRo S |depH4s Controle Homogeneizar; coletar e lavar as paredes; QE ———————————— extrair as paredes para y I I I solubilizar a proteína Força 30 60 90 expansina constante Tempo (min)

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão lulares. Elas são eficazes em quantidades catalíticas (cerca de 1 parte da parede para 5.000 por peso seco), mas não exibem atividade lítica ou outras atividades enzimáticas. Com o sequenciamento completo do genoma de várias plantas, sabe-se agora que as expansinas pertencem a uma grande superfamília de proteínas, divididas em duas grandes famílias de expansinas, a-expansinas (EXPAs) e P-expansinas (EXPBs), e mais duas famílias menores de função desconhecida. Nos estudos de extensão em paredes celulares isoladas, as EXPAs são mais ativas nas paredes celulares de eudicotiledôneas, enquanto as EXPBs são mais ativas nas paredes de gramíneas. Evidências atuais indicam que as EXPAs afrouxam as junções celulose-celulose contendo xiloglucanos, ao passo que as EXPBs afrouxam complexos da parede contendo GAX. As expansinas também foram descobertas em um pequeno grupo de bactérias e fungos, onde facilitam a colonização dos tecidos vegetais. As análises evolutivas indicam que as expansinas bacterianas se originaram, provavelmente, de uma ou mais transferências de genes horizontais de uma planta para uma bactéria. Essas transferências são seguidas por uma transferência adicional de genes horizontais entre várias espécies de bactérias que colonizam o sistema vascular das plantas. A base molecular da ação da expansina sobre a reologia da parede ainda é incerta, mas a maioria das evidências indica que as expansinas causam deslizamento da parede pelo afrouxamento da adesão não covalente entre seus polissacarídeos. Estudos da estrutura e da ligação de proteínas sugerem que as expansinas atuam em sítios na parede celular onde as microfibrilas de celulose são unidas umas às outras. Os modelos da parede celular são hipóteses sobre como os componentes moleculares se encaixam para formar uma parede funcional Para entender como as células vegetais crescem, é essencial compreender como os polímeros da parede celular estão ligados para produzir uma estrutura com resistência à tração suficiente para resistir à pressão de turgor. Ao mesmo tempo, essa estrutura deve ser suficientemente flexível para permitir a expansão irreversível da malha da parede e a incorporação de novos polímeros para reforçar a parede. O modelo molecular mais antigo da arquitetura da parede celular primária foi imaginado como um complexo covalentemente ligado de xiloglucanos, pectinas e

proteínas não covalentemente ligados às microfibrilas de celulose. Esse modelo foi, mais tarde, substituído por um conceito alternativo em que os xiloglucanos revestiam totalmente as superfícies das microfibrilas de celulose. Esses xiloglucanos ligavam diretamente as microfibrilas em uma rede de suporte de carga, com pectinas e glicoproteínas formando uma matriz de interpenetração independente (Figura 14.204). Sérias dúvidas acerca desse modelo de “rede entrelaçada” surgiram nos últimos anos. A ideia de que xiloglucanos cobrem a maioria das superfícies de celulose tem sido enfraquecida pelos dados de RMN, indicando que 399 somente cerca de 10% das superfícies de microfibrilas de celulose são revestidos por xiloglucanos e que as pectinas têm contato direto com as superfícies de celulose. Mutantes de Arabidopsis thaliana foram gerados completamente carentes de xiloglucanos, apresentando fenótipo com um crescimento relativamente menor — de fato, um resultado surpreendente, demonstrando que o xiloglucano não é essencial para ao menos alguns aspectos da estrutura e da função da parede celular primária. Esses resultados demonstram que as plantas são extremamente adaptativas com relação às suas composições de parede. Análises bioquímicas das paredes celulares digeridas com endoglucanases substrato-específicas mostram que grande parte dos xiloglucanos não contribui à mecânica Nur (A) Microfibrila (B) "Sítio preferencial” biomecânico (6) Figura 14.20 Conceitos alternativos da função estrutural do xiloglucano. (A) O modelo de rede entrelaçada propõe que os xiloglucanos se ligam extensivamente às superfícies de celulose e formam pontes cruzadas que unem firmemente as microfibrilas. (B) O modelo biomecânico de “sítios preferenciais” (hot spots) propõe que grande parte do xiloglucano não seja de suporte de carga e que a extensão e a mecânica da parede sejam controladas em regiões limitadas onde as microfibrilas de celulose têm contato próximo, auxiliadas por xiloglucanos aprisionados. (C) Simulação computacional de duas microfibrilas de celulose (azul e verde, mostradas em corte transversal) unidas por uma cadeia de xiloglucano (vermelho). (B de Park e Cosgrove, 2012; C de Zhao et al., 2013.)

da parede e que a celulose não está diretamente ligada aos extensos cordões de xiloglucanos. Em vez disso, os resultados sugerem que o componente quantitativamente menor de xiloglucano se entrelaça com celulose, formando junções estruturalmente importantes que controlam o deslizamento e a extensibilidade mecânica. Além disso, as expansinas têm sido encontradas marcando um sítio com propriedades similares, isto é, sítios contendo xiloglucano e celulose com estrutura cristalina alternada. Desses estudos, um novo conceito está emergindo acerca da arquitetura funcional das paredes celulares em crescimento. Esse conceito revisado postula uma rede em microescala contendo "sítios preferenciais" (hot spots) biomecânicos, que são junções limitadas de feixes de microfibrilas de celulose em que a extensibilidade e a mecãnica da parede são controladas (Figura 14.20B e C). Em apoio a essa ideia, um modelo computacional mostra que uma monocamada de xiloglucano encaixada entre microfibrilas de celulose poderia proporcionar considerável resistência mecânica às paredes celulares. Esse modelo de "sítios preferenciais", como os modelos anteriores a ele, deve ser considerado uma hipótese necessitando de mais testes, validação e revisão. Muitas mudanças estruturais acompanham o cessar da expansão da parede A interrupção do crescimento, que ocorre durante a maturação da célula, em geral é irreversível e costuma ser acompanhada por uma redução da extensibilidade da parede, medida por métodos biofísicos diversos. Essas mudanças físicas na parede podem acontecer por (a) uma redução nos processos de afrouxamento da parede, (b) um aumento de ligações cruzadas de parede ou (c) uma alteração na composição da parede, contribuindo para uma estrutura mais rígida ou menos suscetível ao afrouxamento. Para cada uma dessas ideias existe alguma evidência. Várias modificações da parede em maturação podem contribuir para torná-la rígida: * Os polissacarídeos da matriz recém-secretados podem ter a estrutura alterada, de modo a formar complexos mais firmes com celulose ou outros polímeros de parede, ou eles podem ser resistentes a atividades de afrouxamento da parede. º A remoção de (1 > 3;154)-B-D-glucano em paredes celulares de gramíneas coincide com a cessação do crescimento nessas paredes e pode causar sua rigidez. º A desesterificação das pectinas, formando géis pécticos mais rígidos, é associada de

maneira semelhante à cessação do crescimento em gramíneas e eudicotiledôneas. e A ligação cruzada de grupos fenólicos na parede (como resíduos de tirosina em HRGPs, resíduos de ácido ferúlico fixados à matriz de polissacarídeos e ligninas) em geral coincide com a maturação da parede e acredita-se que seja mediada por peroxidase, uma enzima putativa na rigidez da parede. Portanto, muitas mudanças estruturais da parede ocorrem durante e após a cessação do crescimento. Ainda não é possível identificar o significado de processos individuais para o término da expansão da parede. Estrutura e função da parede celular secundária A parede celular secundária (PCS) é uma estrutura hierárquica formada dentro da parede celular primária, após esta ter cessado a sua expansão (Figura 14.21A e B). As PCSs mais estudadas são aquelas altamente lignificadas e mortas na maturidade, como traqueídes, elementos de vaso e fibras em tecidos lenhosos; contudo, outros exemplos notáveis incluem fibras do floema e interfasciculares, células pétreas e células epidérmicas, como as fibras do algodão, que não são lignificadas. As PCSs geralmente têm um papel estrutural de reforço. Em comparação com as paredes celulares primárias, que podem se estender de forma dinâmica, incorporar novos materiais e resistir à força de tração gerada pelo turgor celular, as PCSs são concebidas estruturalmente para resistir às forças de compressão e de tração geradas pela gravidade, pelas forças externas que causam a flexão do órgão e pelas pressões hidrostáticas negativas surgidas durante a transpiração. Uma consequência marcante de defeitos na síntese da celulose em PCS é o colapso dos elementos de vaso (xilema). As propriedades mecânicas das PCSs são estáveis, resistindo mesmo após a morte celular, e são determinadas pela arquitetura da parede e pelas interações físicas entre os polímeros da parede celular. Embora a estrutura e a função da PCS difiram daquelas das paredes celulares primárias mais dinâmicas, as duas provavelmente compartilham alguns princípios de formação. Como mencionado anteriormente, a celulose da PCS em tecidos lenhosos é sintetizada por um grupo de três CESAs, diferentes dos três CESAs utilizados pela celulose da parede celular primária. Até o momento, a significância desse fato para a estrutura da celulose não está clara, mas possivelmente tem um impacto no funcionamento do complexo celulose-sintase, separadamente ou em agrupamentos para formar as microfibrilas. Outra distinção importante das PCSs é que suas hemiceluloses têm

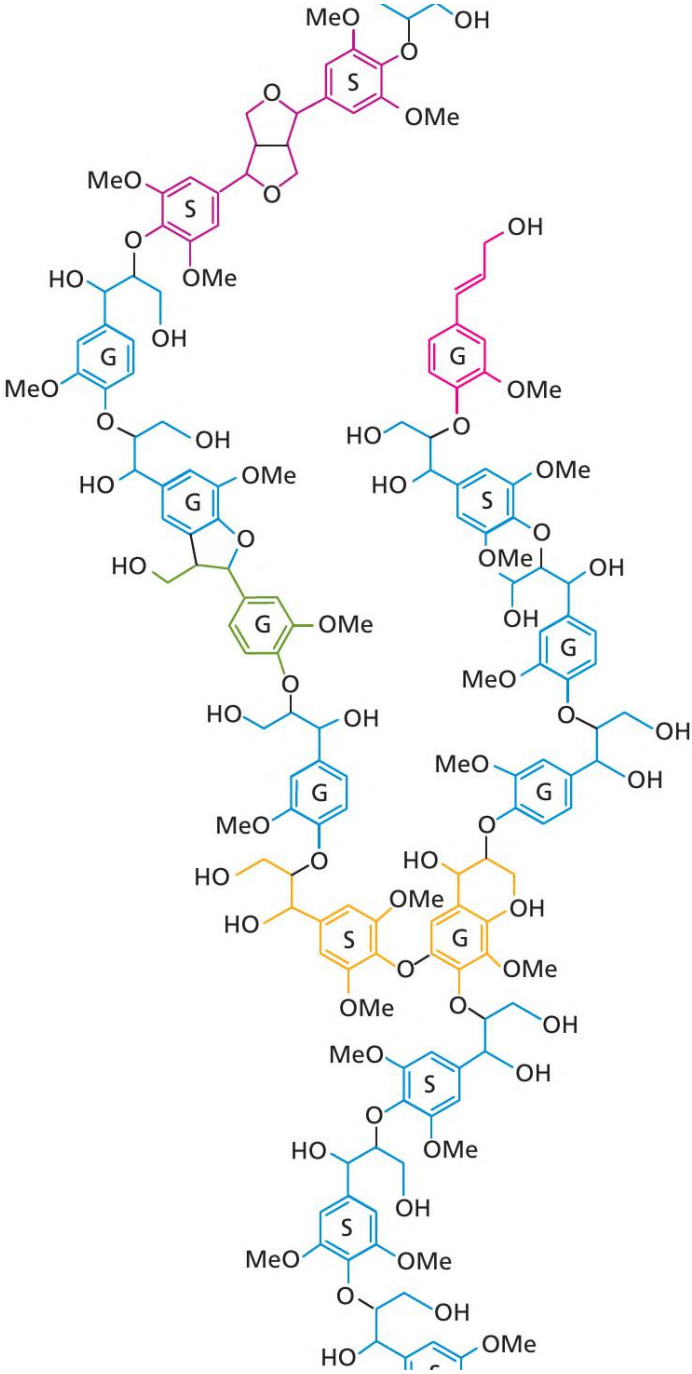
cadeias principais de xilano e (gluco) mananos com grau baixo de substituição (poucas cadeias laterais), ao passo que as hemiceluloses das paredes celulares primárias são altamente substituídas. Essa diferença tem um impacto importante nas propriedades das hemiceluloses, como conformação, solubilidade e ligações à celulose, e provavelmente tem um efeito substancial na organização das microfibrilas de celulose na parede celular. As paredes celulares secundárias são ricas em celulose e hemicelulose e muitas vezes têm uma organização hierárquica As PCSs mais estudadas consistem em camadas concêntricas, formadas sequencialmente, denominadas S,, S,, S,, e

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão (A) (B) S> Parede secundária Parede primária Figura 14.21 (A) Corte transversal de uma esclereide de Podocarpus em que são visíveis camadas múltiplas na parede secundária. (B) Diagrama da organização da parede celular frequentemente encontrada em traqueídes e em outras células com paredes secundárias espessas. Três camadas distintas (S,, S, e Ss) são formadas internamente à parede primária. (C) Macrofibrilas visíveis na superfície interna de uma parede celular de traqueíde em Ginko, conforme obserassim por diante, porém o número de camadas varia conforme o tipo celular (ver Figura 14.21B). As PCSs com duas ou três camadas são comuns no lenho e nas fibras. A orientação da celulose é diferente para cada camada, com a primeira camada depositada (S,) orientada em uma hélice pouco profunda, quase transversal, ao passo que a celulose na camada mais espessa S, é orientada mais longitudinalmente. FORMAÇÃO, ESTRUTURA E ADESÃO DA MACROFIBRILA As lamelas da PCS contêm microfibrilas de celulose altamente alinhadas, as quais são agrupadas em macrofibrilas compactadas, que, por sua vez, alinham-se umas com as outras e são separadas por hemiceluloses e ligninas (Figura 14.210). Embora os modelos moleculares 401 (D) Feixe de MFC Xilano Manano ERAS AAA AAA AMARAL A SISIL LS ASSIS E, Li EXLALAÇA S ELESVÃE Z z z L L LÁ £L PAPA AAA Ê Ã ; Z PA, f ; ; f Z 7 Z L £L £L L | | EA Cd | EA Es ai Ed £L Ed | | £L | Pd a dE CA | £L z ” “Pa / EA Ea (À Z 2 Z Z z | ; ç | z Ã EA | £L Pa | Z JA z ç 4 Z j Z = PISSSL SSIS ÊSISLLSÊSSSSILS Pesssse ss Cadeia de Se ES S lignina “ > E q EE gr ALE, SLSSLS SSIS SE, ELI RÇA SS N N N q N NON Ny N N N N Nuas N Ny N R N SS 54 Z E ç Ê CARE RARA | z A z Ps Z ; ; , z GN Fá 7 VA Nolada FZ ; 7 ; isolada ; | | | ; VM Á ; Losrrantesassstesssastesassos! ! IPA A A A 12*3nm 3-4 nm vado em microscopia eletrônica de varredura por emissão de campo. (D) Um modelo da estrutura e da compactação de uma macrofibrila. Aqui a macrofibrila é apresentada como uma matriz de três por quatro de microfibrilas de celulose (MFCs) elementares, as quais são compactadas e revestidas com glucomananos. Uma camada de lignina-xilano está ligando-se às microfibrilas. (A O David Webb; C de Terashima et al., 2004; D de Terashima et al., 2009.) tenham sido o foco dos estudos das paredes celulares primárias por mais de 40 anos, as representações moleculares das

PCSs só recentemente foram formuladas e passaram apenas por poucos testes e refinamento. Um modelo de Terashima e colaboradores (Figura 14.21D) ilustra alguns conceitos básicos da construção de macrofibrilas em nanoescala, mas os detalhes do modelo são hipotéticos, sendo propostas relações alternativas entre celulose, hemicelulose e ligninas. O conceito de macrofibrila como um agregado de numerosas microfibrilas individuais é baseado na microscopia eletrônica de alta resolução de paredes celulares deslignificadas e parcialmente desconstruídas. A aparência das macrofibrilas na parede sugere que sua formação seja

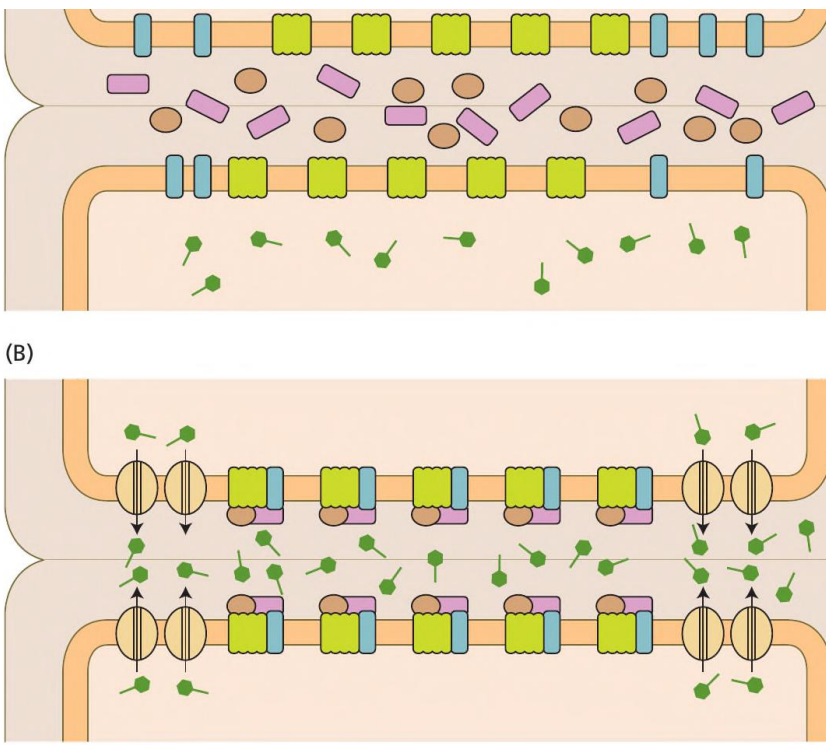
 (A) Monolignóis ——>» Unidades A . p-hidroxifenol (H) Álcool p-cumaril Hsco a aii ——» Unidades HO E o guaiacil (G) Álcool coniferil HCO Se ôli ——» Unidades HO siringil (S) OCH; Álcool sinapil bem organizada e comece nos primeiros estágios de formação das microfibrilas de celulose. Uma possibilidade é que os agrupamentos dos complexos de síntese da celulose — um para cada microfibrila elementar — produzam microfibrilas que se alinham coordenadamente e coalescem imediatamente para formar uma macrofibrila, com interação de hemicelulose ocorrendo posteriormente. Esse processo pode ser mediado por proteínas auxiliares. Embora ainda não tenham sido identificados candidatos específicos, proteínas das famílias COBRA e KORRIGAN podem estar envolvidas, pois seus fenótipos mutantes incluem uma organização reduzida na parede celular. O modelo apresentado na Figura 14.21D indica um arranjo estruturado dos polímeros da matriz, com glucomananos revestindo a superfície da macrofibrila, xilanos posicionados na camada seguinte, e ligninas ligando xilanos e preenchendo o espaço entre as macrofibrilas. Outros autores sugerem que a lignina é intercalada e entrelaçada entre cadeias de hemicelulose. Os detalhes da estrutura da macrofibrila podem diferir para as espécies com composição diferente de hemicelulose. Estudos físicos e computacionais indicam que as macrofibrilas são impedidas de se fusionar em um único cristal de celulose maciço pela água presa entre as microfibrilas constituintes. O desalinhamento e a torção de microfibrilas individuais também ajudam a impedir tal cristalização. Em outro estudo, foi observado que o diâmetro da macrofibrila varia de acordo com o tipo de célula e lamela, correlacionando com o conteúdo da lignina, entretanto nada é conhecido sobre os controles subjacentes a esse processo. A lignificação transforma a parede celular secundária em uma estrutura hidrofóbica, resistente à desconstrução As PCSs muitas vezes são lignificadas, um processo que começa logo após a sua formação e pode mesmo continuar após a morte celular, evidentemente, em alguns tipos celuoH Me0O OomMe HO (B) fo) Meo OH HO (0) Meo OomMe OH — p-Ou4, P-éter O ida —— P-f, resinol -5, fenilcumarano S-0-4, difenil éter Grupo terminal álcool cinamil S Siringil G Guaiacil OH OMe Figura 14.22 (A) Os monolignóis, que se tornam as unidades H, GesS do polímero de

lignina, diferem no número de substituintes metóxi no anel fenólico. (B) Modelo atual da estrutura da lignina do álamo, composto de unidades de monolignóis Se G, interligadas por radicais livres gerados por peroxidase e lacase. Observe que este é 1 de bilhões de isômeros possíveis. (B de Ralph et al., 2007.)


MeO
OH
O
S
OMe
O
O
MeO
S
O
OMe
HO
OH
G
MeO
O
OH
HO
OMe
G
O
HO
G
OMe
O
HO
OH
G
MeO
O
HO
HO
OMe
S
OMe
OH
G
OMe
O
OMe
HO
OH
S
OMe
O
OH
HO
OH
G
MeO
O
OH
MeO
G
OH
O
HO
OH
G
OMe
O
OH
MeO
S
OH
O
OMe
HO
OH
S
MeO
OMe
O
OH
HO
OMe

lares, pelas contribuições metabólicas de células vivas vizinhas. Em sua maioria, os blocos de construção das ligninas, denominados monolignóis, são alcoóis sinapil e coniferil, com menores quantidades de álcool p-cumaril (Figura 14.224). Os monolignóis são sintetizados na célula a partir da fenilalanina por meio da rota fenilpropanoide (ver Apêndice 4 na internet). Os monolignóis são exportados através da membrana plasmática, possivelmente pelos transportadores ABC, para a parede celular, onde sofrem acoplamento oxidativo, resultando em unidades de ligninas siringil (5), guaiacil (G) e p-hidroxifenil (H). A unidade S é não ramificada, ao passo que as unidades G e H são capazes de formar estruturas ramificadas. Na maioria das espécies, a lignina é uma mistura de todas as três unidades, porém isso pode variar espacialmente e no desenvolvimento, bem como entre as espécies. A lignina de angiospermas é composta principalmente de unidades G e S, ao passo que a lignina de gimnospermas contém, principalmente, unidades G. As gramíneas têm níveis ligeiramente elevados de unidades H. Estudos recentes mostram que a polimerização de lignina é muito flexível e pode incorporar uma diversidade de subunidades fenólicas. A formação da lignina envolve o acoplamento oxidativo mediado por radicais de monolignóis na parede, catalisado por peroxidases e lacases para formar um polímero aleatoriamente combinável (Figura 14.22B). Uma grande quantidade de trabalhos tem caracterizado a estrutura da lignina, a rota de biossíntese dos monolignóis e as estratégias para modificação dessa rota para manipular a lignificação. Em tecidos lenhosos, a polimerização de ligninas geralmente começa nos vértices da célula na parede celular primária (incluindo a lamela média) e, então, se estende progressivamente para a lamela da PCS. A base para esse padrão de lignificação não é bem compreendida, mas, em geral, especula-se que os sítios de nucleação encontram-se na lamela média rica em pectina, onde a lignificação começa, e que as características físicas da matriz da parede podem influenciar na polimerização à base de radicais monolignóis e ter ligação cruzada com polissacarídeos de parede. Um caso especial de lignificação ocorre em uma região estreita na parede da endoderme da raiz denominada estria de Caspary, que forma uma barreira hidrofóbica entre o estelo e o córtex. Por muitos anos, Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e

Expansão 403 (A) Parede celular Membrana plasmática Citoplasma qa Pg o e à ad, b Domínio de membrana da estria de Caspary (O) s Estria de Caspary [|] CASP1 ? Monolignol 0) NADPH-oxidase () O Es E) Peroxidase Transportador de monolignol Lignina Figura 14.23 Representação esquemática do depósito da estria de Caspary. (A) CASPs são distribuídas inicialmente de maneira uniforme ao redor da membrana plasmática, porém logo se agregam no domínio central, designado como domínio de membrana da estria de Caspary (CSD). (B) NADPH-oxidase e peroxidase são requisitadas para o CSD, e os monolignóis são exportados em um processo não direcionado ao apoplasto. (C) A polimerização de lignina ocorre exclusivamente na parede celular adjacente ao CSD porque as enzimas estão localizadas nesse local. (De Roppolo e Geldner, 2012.)



acreditava-se que a estria de Caspary fosse composta de suberina, porém avanços recentes têm mostrado que ela contém lignina que é polimerizada em uma parte restrita da parede celular. Os fatores-chave que controlam sua síntese abrangem a proteína CASP1, que organiza as proteínas de membrana na estria de Caspary, uma NADPH-oxidase que gera peróxido de hidrogênio, e uma peroxidase que gera os radicais monolignóis intermediários (Figura 14.23). Além disso, a proteína Suberina Reforçada 1 (ESB1, Enhanced Suberin 1) da parede é essencial para a lignificação propriamente dita nessa estreita região da parede celular. A ESB1 é um membro da classe de proteínas conhecidas como proteínas dirigentes de domínio (do latim, dirigere, “direcionar”), que podem guiar a estereoquímica de um composto sintetizado por outras enzimas. A função exata da ESB1 não é clara, mas ela pode construir um núcleo de formação da lignina especificamente na estria de Caspary da parede celular da endoderme. Embora a lignificação seja associada ao fortalecimento da parede, não é clara a base física para esse efeito. Admitiu-se anteriormente que a lignina formasse uma macromolécula volumosa que interpenetrava e tinha ligação cruzada na parede; entretanto os resultados mais recentes indicam que a lignina nativa (ou “protolignina”) é menor do que se acreditava. Notavelmente, a lignina rica em 8 do álamo transgênico que superexpressa ferulato 5-hidrolase tem um grau de polimerização de somente 10, ainda que as plantas pareçam fenotipicamente normais. Obstáculos técnicos tornam difícil avaliar a extensão da ligação cruzada de lignina em outras paredes celulares, mas a ligação cruzada extensa não parece ser essencial para a formação de lenho no álamo. À medida que a PCS se torna lignificada, a água é substituída e recolocada por moléculas hidrofóbicas de lignina. Isso tende a reforçar as interações não covalentes entre ligninas e polissacarídeos, talvez considerando algum fortalecimento da parede. Há também evidências de ligações covalentes extensas entre ligninas e polissacarídeos de parede, mas tem sido difícil caracterizá-las em detalhe. Nas paredes celulares de gramíneas, as ligações de lignina-carboidrato ocorrem em grande parte via grupos de ferulato ligados a resíduos de arabinose em GAX (ver Figura 14.110). RESUMO A arquitetura, a mecânica e o funcionamento das plantas dependem da estrutura da parede

celular. A parede é secretada e construída como uma estrutura complexa, que varia em forma e composição à medida que a célula se diferencia. Visão geral das funções e das estruturas da parede celular vegetal e As paredes celulares variam muito em forma e composição, dependendo do tipo celular e da espécie (Figuras 14.1-14.3). e As paredes celulares primárias são sintetizadas em células com crescimento ativo, ao passo que as paredes secundárias são depositadas em determinadas células, como os elementos de vaso (xilema) e as fibras (esclerênguima), após cessar a expansão celular (Figuras 14.2, 14.3). e A parede celular primária é uma rede de microfibrilas de celulose incluída em uma matriz de hemiceluloses, pectinas e proteínas estruturais (Figuras 14.4, 14.5; Tabela 14.1). As microfibrilas de celulose são séries de cadeias de glucanos altamente ordenadas sintetizadas na superfície da célula por complexos de proteína denominados complexos de celulose sintase. Essas estruturas tipo rosetas contêm 3 a 6 unidades de celulose sintase que se associam entre si para formar uma subunidade hexamérica (Figuras 14.6, 14.7). e A matriz de polissacarídeos é sintetizada no complexo de Golgi e secretada via vesículas (Figura 14.8). As pectinas formam géis hidrofílicos que podem ter ligação cruzada por íons cálcio, e as hemiceluloses unem as microfibrilas (Figuras 14.9-14.11). e As paredes secundárias em tecidos lenhosos em geral contêm xilanos e glucomananos em vez de xiloglucanos e pectinas. Estrutura e função da parede celular primária e A formação da parede ocorre parcialmente por autoconstrução espontânea, mas também pode ser mediada por enzimas. A xiloglucano endotransglicosilase tem a capacidade de executar reações de transglicosilação que integram xiloglucanos recentemente sintetizados dentro da parede (Figura 14.12). Mecanismos de expansão celular e A expansão da parede pode ser altamente localizada (crescimento apical) ou mais dispersa sobre a superfície da parede (crescimento difuso) (Figura 14.13). Em células com crescimento difuso, o crescimento celular é determinado pela orientação das microfibrilas de celulose, que é determinada pelos microtúbulos no citoplasma (Figuras 14.14, 14.16). Padrões complexos de crescimento celular como aqueles do tipo “quebra-cabeça” presentes na epiderme foliar de eudicotiledôneas envolvem ligações de proteínas GTP que organizam os elementos do citoesqueleto, direcionando, desse modo, localmente o padrão de crescimento da parede (Figura 14.15). A extensão e a taxa do

crescimento celular * O afrouxamento bioquímico da parede celular leva ao relaxamento do estresse da parede. Esta vincula de maneira dinâmica a absorção da água com a expansão da parede celular na célula em crescimento.

RESUMO

A arquitetura, a mecânica e o funcionamento das plantas dependem da estrutura da parede celular. A parede é secretada e construída como uma estrutura complexa, que varia em forma e composição à medida que a célula se diferencia.

Visão geral das funções e das estruturas da parede celular vegetal

- As paredes celulares variam muito em forma e composição, dependendo do tipo celular e da espécie (**Figuras 14.1-14.3**).
- As paredes celulares primárias são sintetizadas em células com crescimento ativo, ao passo que as paredes secundárias são depositadas em determinadas células, como os elementos de vaso (xilema) e as fibras (esclerênquima), após cessar a expansão celular (**Figuras 14.2**, **14.3**).
- A parede celular primária é uma rede de microfibrilas de celulose incluída em uma matriz de hemiceluloses, pectinas e proteínas estruturais (**Figuras 14.4**, **14.5**; **Tabela 14.1**).
- As microfibrilas de celulose são séries de cadeias de glucanos altamente ordenadas sintetizadas na superfície da célula por complexos de proteína denominados complexos de celulose sintase. Essas estruturas tipo rosetas contêm 3 a 6 unidades de celulose sintase que se associam entre si para formar uma subunidade hexamérica (**Figuras 14.6**, **14.7**).
- A matriz de polissacarídeos é sintetizada no complexo de Golgi e secretada via vesículas (**Figura 14.8**).
- As pectinas formam géis hidrofílicos que podem ter ligação cruzada por íons cálcio, e as hemiceluloses unem as microfibrilas (**Figuras 14.9-14.11**).
- As paredes secundárias em tecidos lenhosos em geral contêm xilanos e glucomananos em vez de xiloglucanos e pectinas.

Estrutura e função da parede celular primária

- A formação da parede ocorre parcialmente por autoconstrução espontânea, mas também pode ser mediada por enzimas. A xiloglucano endotransglicosilase tem a capacidade de executar reações de transglicosilação que integram xiloglucanos recentemente sintetizados dentro da parede (**Figura 14.12**).

Mecanismos de expansão celular

- A expansão da parede pode ser altamente localizada (crescimento apical) ou mais dispersa sobre a superfície da parede (crescimento difuso) (**Figura 14.13**).
- Em células com crescimento difuso, o crescimento celular é determinado pela orientação das microfibrilas de celulose, que é determinada pelos microtúbulos no citoplasma (**Figuras 14.14, 14.16**).
- Padrões complexos de crescimento celular como aqueles do tipo "quebra-cabeça" presentes na epiderme foliar de eudicotiledôneas envolvem ligações de proteínas GTP que organizam os elementos do citoesqueleto, direcionando, desse modo, localmente o padrão de crescimento da parede (**Figura 14.15**).

A extensão e a taxa do crescimento celular

- O afrouxamento bioquímico da parede celular leva ao relaxamento do estresse da parede. Esta vincula de maneira dinâmica a absorção da água com a expansão da parede celular na célula em crescimento.

Capítulo 14 e Paredes Celulares: Estrutura, Formação e Expansão e As ações dos hormônios (como as auxinas e as giberelinas) e as condições do ambiente (como a luz e a disponibilidade de água) modulam a expansão da célula mediante alteração da extensibilidade da parede ou das propriedades de produção da parede. A extensão da parede celular induzida por acidez é característica em paredes de células em crescimento e mediada pela proteína expansina, a qual afrouxa as adesões não covalentes entre os polissacarídeos de parede (Figuras 14.18, 14.19). A cessação do crescimento celular durante a maturação da célula envolve múltiplos mecanismos de ligação cruzada e enrijecimento da parede celular. 405 Estrutura e função da parede celular secundária e As paredes celulares secundárias tipicamente são camadas espessas depositadas entre a membrana plasmática e a parede celular primária. Elas adicionam resistência à tensão e à compressão nos caules e em outros órgãos. As paredes celulares secundárias de tecidos lenhosos são compostas de duas ou mais camadas contendo celulose, hemicelulose e lignina. A lignina é formada dentro da parede por acoplamento oxidativo de monolignóis em um polímero aleatório de subunidades fenólicas. Ela prende a parede celular secundária em um material hidrofóbico que é resistente à desconstrução enzimática (Figuras 14.21, 14.22). MATERIAL DA INTERNET Tópico 14.1 Terminologia da química de polissacarídeos É disponibilizada uma breve revisão dos termos usados para descrever as estruturas, as ligações e os polímeros na química de polissacarídeos. Tópico 14.2 Componentes da matriz da parede celular A secreção de xiloglucano e proteínas glicosiladas pelo complexo de Golgi pode ser demonstrada em nível ultraestrutural. Tópico 14.3 Propriedades mecânicas das paredes celulares: estudos com Nitella Experimentos têm demonstrado que a parte interna, correspondente a 25% da parede celular, determina a direção da expansão da célula. Ensaio 14.1 Gradientes de cálcio e oscilações no tubo polínico em crescimento O cálcio exerce um papel na regulação do crescimento apical do tubo polínico. Ensaio 14.2 Microtúbulos, microfibrilas e anisotropia do crescimento As orientações de microtúbulos e/ou microfibrilas nem sempre são correlacionadas com a direção do crescimento. Ensaio 14.3 Coordenação biofísica da absorção da água e ampliação da parede celular Um modelo físico fornece um arcabouço quantitativo para

relacionar a física da absorção de água à extensão da parede e para avaliar os fatores físicos limitantes no crescimento celular. Leituras sugeridas Albersheim, P. Darvill, A., Roberts, K., Sederoff, R., and Staehelin, A. (2011) Plant Cell Walls. Garland Science, New York. Baskin, T. 1. (2005) Anisotropic expansion of the plant cell wall. Annu. Rev. Cell Dev. Biol. 21: 203-222. Boerjan, W. Ralph, J. and Baucher, M. (2003) Lignin biosynthesis. Anmu. Rev. Plant Biol. 54: 519-546. Cosgrove, D. J. (2005) Growth of the plant cell wall. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 6: 850-861. Cosgrove, D.J., and Jarvis, M. C. (2012) Comparative structure and biomechanics of plant primary and secondary cell walls. Front. Plant Sci. 3: 204. Lu, F. and Ralph, J. (2010) Lignin. In Cereal Straw as a Resource for Sustainable Biomaterials and Biofuels, R. C. Sun ed, Elsevier, Amsterdam, pp. 169-207. Mohnen, D. (2008) Pectin structure and biosynthesis. Curr. Opin. Plant Biol. 11: 266-277. Paredez, A. R, Somerville, C. R, and Ehrhardt, D. W. (2006) Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with microtubules. Science 312: 1491-1495. Plomion, C. Leprovost, G., and Stokes, A. (2001). Wood Formation in Trees. Plant Physiol. 127: 1513-1523. Sampedro, J., and Cosgrove, D.J. (2005) The expansin superfamily. Genome Biol. 6: 240. Waldron, K. W., and Brett, €. T. (2007) The role of polymer cross-linking in intercellular adhesion. In Plant Cell Separation and Adhesion, J. Roberts and Z. Gonzalez-Carranza eds., Blackwell, Oxford, pp. 183-204. Zhong, R., and Ye, Z. H. (2007) Regulation of cell wall biosynthesis. Curr. Opin. Plant Biol. 10: 564-572.

- As ações dos hormônios (como as auxinas e as giberelinas) e as condições do ambiente (como a luz e a disponibilidade de água) modulam a expansão da célula mediante alteração da extensibilidade da parede ou das propriedades de produção da parede.
- A extensão da parede celular induzida por acidez é característica em paredes de células em crescimento e mediada pela proteína expansina, a qual afrouxa as adesões não covalentes entre os polissacarídeos de parede (**Figuras 14.18**, **14.19**).
- A cessação do crescimento celular durante a maturação da célula envolve múltiplos mecanismos de ligação cruzada e enrijecimento da parede celular.

Estrutura e função da parede celular secundária

- As paredes celulares secundárias tipicamente são camadas espessas depositadas entre a membrana plasmática e a parede celular primária. Elas adicionam resistência à tensão e à compressão nos caules e em outros órgãos.
- As paredes celulares secundárias de tecidos lenhosos são compostas de duas ou mais camadas contendo celulose, hemicelulose e lignina.
- A lignina é formada dentro da parede por acoplamento oxidativo de monolignóis em um polímero aleatório de subunidades fenólicas. Ela prende a parede celular secundária em um material hidrofóbico que é resistente à desconstrução enzimática (**Figuras 14.21**, **14.22**).

MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 14.1** **Terminologia da química de polissacarídeos** É disponibilizada uma breve revisão dos termos usados para descrever as estruturas, as ligações e os polímeros na química de polissacarídeos.
- **Tópico 14.2** **Componentes da matriz da parede celular** A secreção de xiloglucano e proteínas glicosiladas pelo complexo de Golgi pode ser demonstrada em nível ultraestrutural.
- **Tópico 14.3** **Propriedades mecânicas das paredes celulares: estudos com *Nitella*** Experimentos têm demonstrado que a parte interna, correspondente a 25% da parede celular, determina a direção da expansão da célula.
- **Ensaio 14.1** **Gradientes de cálcio e oscilações no tubo polínico em crescimento** O cálcio exerce um papel na regulação do crescimento apical do tubo polínico.
- **Ensaio 14.2** **Microtúbulos, microfibrilas e anisotropia do crescimento** As orientações de microtúbulos e/ou microfibrilas nem sempre são correlacionadas com a direção do crescimento.
- **Ensaio 14.3** **Coordenação biofísica da absorção da água e ampliação da parede celular** Um modelo físico fornece um arcabouço quantitativo para relacionar a física da absorção de água à extensão da parede e para avaliar os fatores físicos limitantes no crescimento celular.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Sinais e Transdução de Sinal omo organismos sésseis, as plantas constantemente realizam ajustes em resposta a seu ambiente, seja para tirar proveito de condições favoráveis ou para sobreviver em situações desfavoráveis. Para facilitar esses ajustes, as plantas desenvolveram sistemas sensoriais sofisticados para otimizar o uso da água e de nutrientes; para monitorar a quantidade, a qualidade e a direcionalidade da luz; e para se defender de ameaças bióticas e abióticas. Charles e Francis Darwin realizaram estudos pioneiros sobre a transdução de sinal durante o crescimento da curvatura de coleóptilos de gramíneas em resposta à luz. Eles constataram que a fonte luminosa unidirecional foi percebida no ápice do coleóptilo, embora a resposta de curvatura tenha ocorrido mais distante ao longo da parte aérea. Essa constatação os levou a concluir que devia haver um sinal móvel, o qual transferia informação de uma região do tecido do coleóptilo para outra e provocava a resposta de curvatura. O sinal móvel foi mais tarde identificado como auxina, ácido 3-indolacético, a primeiro hormônio vegetal a ser descoberto. Em geral, um estímulo ambiental que inicia uma ou mais respostas vegetais é referido como um sinal; o componente químico que responde bioquimicamente ao sinal é designado como um receptor. Os receptores são proteínas ou, no caso de receptores luminosos, pigmentos associados a proteínas. Uma vez sentido seu sinal específico, os receptores precisam fazer a transdução dele (i.e., convertê-lo de uma forma em outra), a fim de amplificá-lo e desencadear a resposta celular. Com frequência, os receptores fazem isso mediante modificação da atividade de outras proteínas ou empregando moléculas de sinalização intracelular denominadas mensageiros secundários; essas moléculas, então, alteram processos, como a transcrição gênica. Assim, as rotas de transdução de sinal geralmente envolvem a seguinte cadeia de eventos: Sinal — receptor — transdução de sinal — resposta Em muitos casos, a resposta inicial é a produção de sinais secundários, como hormônios, que são, então, transportados para o sítio de ação para evocar a resposta fisiológica principal. Muitos dos eventos específicos e das etapas intermediárias envolvidas na transdução de sinal em vegetais têm sido identificados; esses intermediários constituem as rotas de transdução de sinal.

408 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Este capítulo inicia com uma visão geral breve dos tipos de sinais externos que direcionam o crescimento vegetal. A seguir, discute-se como as plantas empregam as rotas de transdução de sinal para regular a expressão gênica e as respostas pós-traducionais. Uma descoberta surpreendente é que, na maioria dos casos, as rotas de transdução de sinal funcionam por inativação, degradação e remoção de proteínas repressoras que modulam a transcrição. A amplificação do sinal via mensageiros secundários é necessária, assim como mecanismos para que a transmissão do sinal coordene respostas pelo corpo da planta. No final, é examinado como cascatas individuais de respostas a estímulos muitas vezes são integradas com outras rotas de sinalização, denominado regulação cruzada, para formar as respostas da planta a seu ambiente no tempo e no espaço. (A) (O) (B) Figura 15.1 A velocidade das respostas vegetais ao ambiente varia de muito rápida até extremamente lenta. (A) Os movimentos do inseto sobre as folhas modificadas de dioneia (Dionaea muscipula) ativam o movimento imediato dos pelos, induzindo o fechamento rápido dos lobos foliares. (B) As folhas de drósera (Drosera anglica) capturam insetos em um fluido pegajoso produzido por glândulas pedunculadas, enrolam-se para segurar a presa e, após, iniciam a digestão. (C) O pilriteiro (Crataegus spp.) sujeito a ventos Aspectos temporais e espaciais da sinalização Os mecanismos de transdução de sinal nas plantas podem ser relativamente rápidos ou extremamente lentos (Figura 15.1). Quando algumas plantas carnívoras, mais notavelmente a dioneia (Dionaea muscipula), capturam insetos, elas usam pelos foliares modificados que se fecham em milissegundos após a estimulação pelo contato. De maneira semelhante, a sensitiva (Mimosa pudica) dobra seus folíolos rapidamente ao ser tocada. Plântulas reorientam-se com relação à gravidade minutos após serem colocadas na posição horizontal. Em geral, esses mecanismos de resposta rápida envolvem respostas eletroquímicas para fazer a transdução dos sinais, já que a transcrição gênica e a tradução de proteínas são demasiadamente lentas. Por outro que sopram predominantemente para a costa responde lentamente, crescendo no sentido contrário ao do vento. (D) Troncos e ramos de árvores podem responder lentamente ao estresse mecânico mediante produção de lenho de reação. A árvore, neste caso, é uma

angiosperma, que produz /enho de tensão na superfície superior. As gimnospermas produzem /enho de compressão na superfície inferior. (E) Corte transversal de um ramo de gimnosperma com lenho de compressão, criando uma estrutura anelada assimétrica.

(D)

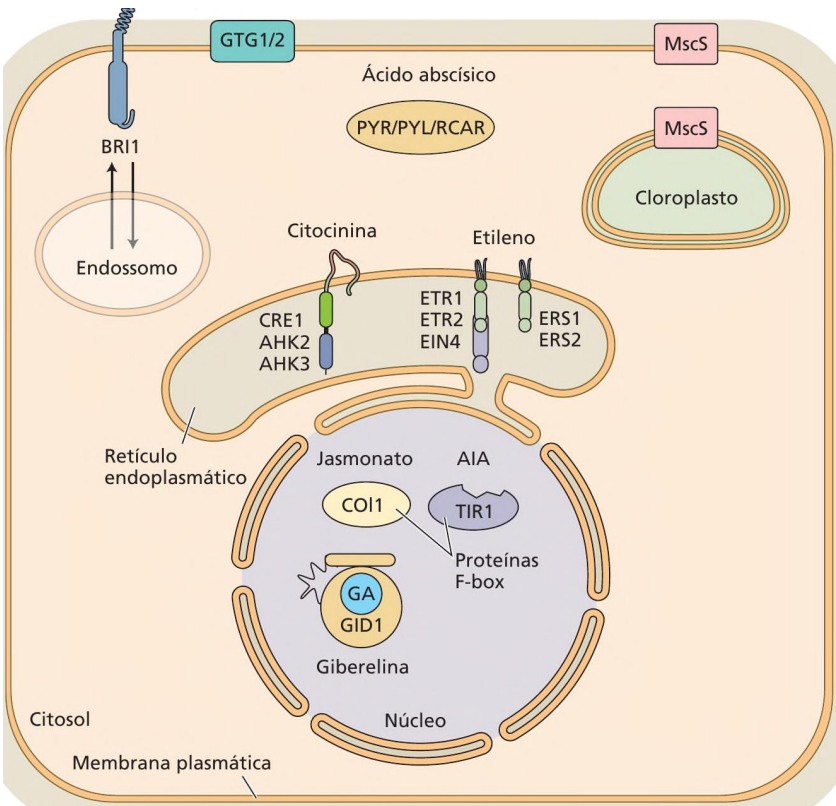
(E)

lado, as plantas atacadas por insetos herbívoros podem emitir voláteis que, em poucas horas, atraem predadores desses animais. Os processos que ocorrem nessa escala de tempo com frequência envolvem nova transcrição e atividade de tradução (ver Capítulo 2). As respostas ambientais de prazo mais longo modificam os programas de desenvolvimento para moldar a arquitetura da planta por todo o seu ciclo de vida. Exemplos de respostas de longo prazo incluem a modulação da ramificação das raízes em resposta à disponibilidade de nutrientes, o crescimento de folhas de sol ou de sombra para ajustar-se às condições de luz, e a ativação do crescimento de gemas laterais quando o ápice do caule é danificado por herbívoros pastejadores. As respostas vegetais de longo prazo podem operar por escalas de tempo de meses ou anos. Por exemplo, um período longo de temperatura baixa, denominado vernalização, é necessário para que o florescimento ocorra em muitas espécies vegetais (ver Capítulo 20). A remodelação da cromatina muitas vezes está envolvida nessas respostas de longo prazo (ver Capítulo 2). As respostas das plantas aos sinais ambientais também diferem espacialmente. Em uma resposta autônoma celular a um sinal ambiental, tanto a recepção do sinal quanto a resposta a ele ocorrem na mesma célula. Na resposta autônoma não celular, ao contrário, a recepção do sinal ocorre em uma célula e a resposta ocorre em células, tecidos ou órgãos distais. Um exemplo de sinalização autônoma é a abertura das células-guarda, em que a luz azul ativa transportadores iônicos de membrana para intumescer as células via receptores de luz azul denominados fototropinas (ver Capítulos 10 e 16). Um exemplo de sinalização autônoma não celular nos mesmos órgãos seria a formação de estômatos adicionais, quando as folhas Figura 15.2 Esquema geral da transdução de sinal. Sinais ambientais ou de desenvolvimento são percebidos por receptores especializados. Após, é ativada uma cascata de sinalização, que envolve mensageiros secundários e leva a uma resposta da célula vegetal. Quando uma resposta Ótima é alcançada, mecanismos de retroalimentação atenuam o sinal. 4 Transmissão de sinal l Transdução de sinal Sinal ambiental ou do desenvolvimento 409 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal maduras estão expostas à intensidade luminosa alta, em um processo que requer transmissão de informação de um órgão para outro (ver Capítulo 19). Percepção e amplificação de sinais Embora

sua natureza e composição variem bastante, todas as rotas de transdução de sinal compartilham características comuns: um estímulo inicial é percebido por um receptor e transmitido, via processos intermediários, para sítios onde as respostas fisiológicas são iniciadas (Figura 15.2). O estímulo pode derivar da programação do desenvolvimento ou do ambiente externo. Quando o mecanismo de resposta alcança um ponto ótimo, mecanismos de retroalimentação atenuam os processos e reiniciam o mecanismo sensor. Os receptores localizam-se na célula e são conservados nos reinos Os receptores podem estar localizados na membrana plasmática, no citosol, no sistema de endomembranas ou no núcleo, conforme exemplificado por hormônios e receptores de contato (Figura 15.3). Em alguns casos, os receptores movem-se de um compartimento para outro. Muitos receptores vegetais assemelham-se aos encontrados em sistemas bacterianos. Por exemplo, homólogos do canal iônico mecanossensível bacteriano, canal mecanossensível de condutância pequena (MscS, mechanosensitive channel of small conductance), são encontrados na membrana plasmática e no envoltório do cloroplasto (provavelmente a membrana interna) de células vegetais. Os canais mecanossensíveis atuam como receptores e auxiliam células e plastídios a se ajustarem à intumescência induzida por osmose. Os receptores vegetais que percebem a presença dos hormônios citocinina e etileno, descritos mais adiante neste capítulo, são derivados de sistemas bacterianos de “dois componentes”. Vários fotorreceptores vegetais divergiram de proteínas similares em bactérias e assumiram Exemplos Luz, temperatura, contato, hormônio, nutriente Receptor quinase, receptor acoplado à proteína G, proteína F-box, canal iônico Degradação da proteína repressora, fosforilação de proteínas, mensageiros secundários (potenciais de ação/ voltagem de membrana) Transporte de hormônios, sinalização elétrica Transcricional (expressão gênica), pós-traducional (reorganização citoesquelética, desativação/ativação enzimática)

410 Unidade III + Crescimento e Desenvolvimento Figura 15.3 Localizações primá- Brassinosteroides rias de receptores de fitormônios e receptores mecanossensíveis (MscS) na célula. Os receptores individuais são discutidos mais adiante neste capítulo. (De Santer e Estelle, 2009.) Endossomo) Ed Retículo endoplasmático Citosol novas funções. Por exemplo, os membros bacterianos da superfamília criptocromo/fotoliase são flavoproteínas que reparam dímeros de pirimidina produzidos no DNA pela luz UV. Nos vegetais, os criptocromos carecem de resíduos cruciais necessários para o reparo de DNA e, em vez disso, medeiam o controle luminoso do alongamento do caule, a expansão foliar, o florescimento fotoperiódico e o relógio circadiano (ver Capítulo 16). Outros receptores vegetais assemelham-se mais aos encontrados em animais e fungos, mas, muitas vezes, possuem componentes adicionais ou modificados. Exemplos são encontrados em sistemas vegetais de receptor F-box/ ubiquitina ligase que estão integrados a diversos complexos de receptores hormonais vegetais (ver Figura 15.3). Os complexos eucarióticos de ubiquitina E3 ligase, presentes no citosol e no núcleo, fixam covalentemente ubiquitina às proteínas do substrato, marcando-as para degradação pelo proteassomo 268. Na subfamília SCF (Skp, Cullin e proteína F-box) de E3 ligases, o reconhecimento de substratos é mediado por proteínas F-box. A família de genes F-box aumentou consideravelmente nas plantas para acomodar essa expansão funcional. Quinase é uma enzima que catalisa fosforilação — isto é, a adição de um grupo fosfato do ATP a um substrato, Ácido abscísico Estímulo mecânico Ácido abscísico Cloroplasto Citocinina Etileno Jasmonato AIA IR1 CoD Proteínas F-box Giberelina NS Núcleo Membrana plasmática como uma proteína, modificando, assim, suas propriedades. Quando uma proteína funciona como um receptor e faz a transdução do sinal fosforilando outra molécula, ela é denominada receptor quinase. Dependendo do tipo de receptor quinase, uma proteína-alvo pode ser fosforilada nos diversos resíduos de aminoácidos (serina, treonina, tirosina ou histidina) para alterar sua atividade biológica. Receptores quinases, que atuam em diferentes mecanismos de sinalização de animais, têm um papel limitado, mas importante, em plantas. O mais notável é o sistema receptor de hormônios brassinosteroides, em que o receptor quinase BRII desempenha um papel central no desenvolvimento

(ver Figura 15.3). Existe também um grande número de serinas/treoninas quinases do tipo receptor (RLKs, receptor-like kinases) em plantas, em comparação com outros reinos; as RLKs exercem um papel destacado nas interações entre plantas e patógenos (ver Capítulo 23). No entanto, embora os componentes de alguns sistemas receptores encontrados em animais ocorram em plantas, eles podem não participar de funções análogas. Por exemplo, os sistemas animais contêm um grande número de receptores acoplados à proteína G (GPCRs, G protein-coupled receptors) da membrana plasmática que detectam uma série diversa de sinais extracelulares, variando de hormônios



até odores e sabores, e sinalizam via uma grande família de proteínas G heterotriméricas. Embora as plantas possuam um número pequeno de proteínas G heterotriméricas, até agora nenhuma função análoga à de GPCR foi claramente demonstrada nelas. Os sinais devem ser amplificados intracelularmente para regular suas moléculas-alvo Se um receptor for considerado a porta pela qual um sinal entra na rede de sinalização, sua localização até certo ponto determina o comprimento da rota de sinalização subsequente; essas rotas podem consistir em algumas etapas de sinalização ou em uma elaborada cascata de eventos de sinalização. A percepção de sinais na membrana plasmática com frequência ativa rotas de transcrição com muitos intermediários. No caso de rotas de sinalização que devem finalmente alcançar o núcleo para regular a expressão gênica, a força do sinal dissipa-se ao longo da rota, a menos que ele seja reforçado por eventos de amplificação. Na ausência de amplificação, qualquer intermediário de sinalização ativado, que deve atravessar o citosol para translocar ao núcleo, torna-se diluído devido à difusão e à desativação (p. ex. por desfosforilação, degradação ou sequestro). Além disso, muitos sinais químicos estão presentes em concentrações muito baixas; os receptores semelhantes também podem ocorrer em densidade muito baixa, de modo que o sinal inicial pode ser bastante fraco. As cascatas de amplificação de sinais servem para manter ou até aumentar a força do sinal por distâncias maiores. Para elevar eventos de sinalização inicial fracos acima do limiar de detecção ou para propagá-los através do citoplasma, as células empregam mecanismos de amplificação como as cascatas de fosforilação e os mensageiros secundários. A cascata de amplificação de sinal MAP-quinase está presente em todos os eucariotos A cascata MAP (proteína ativada por mitógeno, mitogen-activated protein) quinase desempenha um papel importante na amplificação de sinais em plantas e outros eucariotos. A cascata MAP-quinase deve seu nome a uma série de proteínas quinase (módulos de sinalização) que fosforilam umas às outras em uma sequência específica, muito semelhante aos atletas passando o bastão em uma corrida de revezamento. As cascatas MAP-quinase são módulos de sinalização filogeneticamente antigos e conservados. Elas estão envolvidas em muitas rotas de sinalização importantes, incluindo as que regulam hormônios, estresse abiótico e respostas de defesa. Muitas vezes, os

elementos de uma cascata MAP-quinase representam pontos de convergência de várias rotas de sinalização diferentes. A primeira quinase na sequência é uma MAP-quinase-quinase-quinase (MAP3K). A MAP3K, quando ativada por um receptor, fosforila a MAP-quinase-quinase (MAP2K), que fosforila MAP-quinase (MAPK). A MAPK, a “âncora” da equipe de revezamento, fosforila proteínas reguladoras e fatores de transcrição específicos, o que causa mudan411 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal Exterior da célula Membrana Sinal plasmática x Citosol Mensageiros 1. Sinais interagem secundários! com receptores e hormônios | geram mensageiros secundários e/ou hormônios. €-- = = = hua 5 2. MAP3K ativa MAP2K por fosforilação. (1) 3. MAPZK ativa MAPK por fosforilação. A MAP-quinase- Inativa -fosfatase 5. MAPK-fosfatase inativa MAPK por desfosforilação. E < o

 TABELA 15.1 Rotas MAP3K Respostas de defesa e síntese do ácido salicílico MEKK1 Homeostase das espécies reativas de oxigênio MEKK1 Estresse pelo frio e estresse salino MEKK1 Síntese do etileno MEKK Sinalização de patógenos YODA Desenvolvimento de estômatos YODA Sinalização de patógenos e do jasmonato A Citocinese NPK1 Fonte: Suarez Rodriguez et al., 2010. modificar a atividade de proteínas-alvo de sinalização — representam outra estratégia para aumentar ou propagar os sinais. O mensageiro secundário mais ubíquo em todos os eucariotos provavelmente seja o íon cálcio, o cálcio divalente Ca?*, que nos vegetais está envolvido em um grande número de rotas de sinalização diferentes, incluindo interações simbióticas, respostas de defesa, bem como respostas a diversos hormônios e estresses abióticos. Os níveis de Ca?* citosólico crescem rapidamente quando canais iônicos permeáveis a ele se abrem. Isso permite a entrada passiva de Ca? desde suas reservas até o citosol (Figura 15.5). A atividade do canal deve ser fortemente regulada para manter o controle preciso do ritmo e da duração da elevação do Ca?* citosólico. Geralmente, os canais iônicos são controlados por portões, significando que seus poros são abertos ou fechados por mudanças no potencial elétrico transmembrana, tensão de membrana, modificação pós-tradução ou ligação a um ligante. Várias famílias de canais permeáveis ao Ca? foram identificadas em plantas; elas incluem receptores do tipo glutamato (GLRs, glutamate-like receptors) localizados na membrana plasmática e canais com portões de nucleotídeos cíclicos (CNGCs, de cyclic nucleotide-gated channels). Evidências eletrofisiológicas e outras respaldam a presença de canais permeáveis ao Ca”* no tonoplasto e no retículo endoplasmático (RE). Assim que a sinalização mediada pelo receptor ativa canais permeáveis ao Ca?*, as proteínas sensoras desse íon desempenham um papel essencial como intermediários de sinalização, vinculando sinais de Ca% a mudanças nas atividades celulares. A maioria dos genomas vegetais contém quatro famílias principais de sensores de Ca?*: proteínas calmodulina (CaM) e do tipo calmodulina, proteínas quinase dependentes de Ca? (CDPKs, Ca?-dependent protein kinases), proteínas quinase dependentes de Ca?*/calmodulina (CCaMKs, Ca”*/calmodulin-dependent protein kinases) e proteínas do tipo calcineurina-B (CBLs, de caucineurin-B like), que atuam

combinadas com proteínas quinase de interação com CBL (CIPKs, CBL-interacting protein kinases). Os membros dessas famílias de sensores modulam a atividade de proteínas-alvo seja ligando-se à proteína-alvo (CaM) ou fosforilando-a (CDPK, CCaMK, CBL/CIPK) de uma maMódulos de sinalização de MAPKs identificados em plantas MAP2K MAPK KK1/2 MPK4 KK1/2 PkK4 KK2 PK4/6 MKK4/5 MPK3/6 MKK4/5 MPK3/6 MKK4/5 MPK3/6 MKK3 MPK 1/2/7114 NtMEK2 Ntfo neira dependente de Ca? (ver Figura 15.5). As proteínas-alvo incluem fatores de transcrição, diversas proteínas quinase, Ca?*-ATPases, enzimas produtoras de espécies reativas de oxigênio (EROS) e canais iônicos. Por fim, as bombas de Ca?! e os trocadores de Ca" em organelas e membranas plasmáticas removem ativamente Ca?* do citosol para terminar a sinalização de Ca? (ver Figura 15.5). As mudanças no pH citosólico ou no pH da parede celular podem servir com mensageiros secundários para respostas hormonais e a estresses As células vegetais usam a força motriz de prótons (i.e. o gradiente eletroquímico de prótons) através de membranas celulares para acionar a síntese de ATP (ver Capítulos 7 e 12) e para energizar o transporte ativo secundário (ver Capítulo 6). Além de ter essa atividade de "manutenção", os prótons também apresentam atividade de sinalização e funcionam como mensageiros secundários. Em uma célula em repouso, o pH citosólico costuma ser mantido constante em cerca de 7,5, enquanto a parede celular tem pH de 5,5 ou mais baixo. O pH extracelular pode mudar rapidamente em resposta a uma diversidade de diferentes sinais endógenos e ambientais, ao passo que as mudanças no pH intracelular ocorrem mais lentamente devido à capacidade de tamponamento celular. Em hipocótilos em crescimento, por exemplo, a auxina (um hormônio vegetal) desencadeia a ativação da H*-ATPase de membrana plasmática pela fosforilação de seu C-terminus. Isso torna a parede celular mais ácida, o que acredita-se promover a expansão celular pela ativação das enzimas de afrouxamento de parede como as expansinas (ver Capítulo 14). Nas raízes, contudo, a auxina inibe a expansão celular e, ao mesmo tempo, desencadeia a sua rápida alcalinização, um processo que tem sido demonstrado como dependente de Ca". Mudanças similares de pH dependentes de Ca?" são observadas em muitas respostas de plantas ao estresse ambiental (ver Capítulo 24). Ainda não se sabe quais transportadores são ativados ou desativados pelo Ca?! para facilitar mudanças de pHs extracelulares e intracelulares;

também não se conhece a maior parte dos alvos a jusante dessas mudanças de pH.

Bomba de Ca?* Processos de Transportadores Canal permeável transporte de íons ao Ca?* de Ht/OH (p. ER SOSE oe AKT1) () = O O Citoplasma Transportadores de SATPE | GDD+() ions(p. ex, CAX1) Bomba de Ca?t Vacúolo 1. A ativação de canais iônicos permeáveis ao cálcio, induzida pelo sinal, leva a um aumento na concentração de Ca?* citosólico livre. 2. Proteínas sensoras de Ca?* CBL/CIPK ativadas interagem com transportadores de íons na membrana plasmática e na membrana vacuolar. 3. Calmodulina (CaM) ativada estimula as bombas de cálcio no RE. 4. A ativação de transportadores de membrana pelo Ca?* desencadeia mudanças no pH intracelular e extracelular. Figura 15.5 Íons cálcio, pH e EROs funcionam com mensageiros secundários que amplificam sinais e regulam a atividade de proteínas de sinalização de alvos para desencadear respostas fisiológicas. Um aumento em [Ca?*].., ativa as proteínas sensoras de cálcio (calCertamente, o pH da parede celular afetará o status de protonação de moléculas pequenas fracamente ácidas, como os hormônios vegetais e, como consequência, afetará sua capacidade de penetrar nas células por difusão. Desse modo, a regulação do pH da parede celular pode representar um mecanismo de ajuste da absorção e da sinalização de hormônios. Existe também evidência de um processo de abertura ou fechamento (gating) de canais de íons potássio e aquaporinas dependente do pH. O que tem dificultado a identificação de alvos de sinalização do pH é que a presença de aminoácidos ácidos e básicos torna todas as proteínas sensíveis ao pH. A relevância fisiológica dessa sensibilidade depende dos valores de pK, (constan413 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal “= fon cálcio O 0, O ——» H,0; H,0> Y Inativadores de EROs, regulação gênica NADPH NADP* + H* Bomba de Ca?* 5. NADPH-oxidases na membrana plasmática são ativadas por ligação direta de Ca?* ao EF-hand no domínio N-terminal de ligação ao Ca?* ou por fosforilação do N-terminal pela CDPK, promovendo a formação de superóxido. Superóxido pode dismutar a H,0> (ERO), via superóxido dismutase (SOD). 6. A difusão de H,0; no citosol altera o status redox celular, que pode regular a atividade de fatores de transcrição e mudar a expressão gênica. 7. A CDPK ativada pode regular fatores de transcrição no núcleo. modulinas [CaMs], proteínas quinase dependentes de Ca?* [CDPKs] e proteínas do tipo calcineurina-B/proteínas quinase de interação com CBL [CBL/

CIPKs]), que estão localizadas em diferentes sítios subcelulares. tes de dissociação) desses aminoácidos e do quão crítico seu status de protonação é para a capacidade da proteína de interagir com outras proteínas, substratos ou ligantes. Espécies reativas de oxigênio atuam como mensageiros secundários, mediando sinais ambientais e de desenvolvimento Nos últimos anos, as espécies reativas de oxigênio (EROs) têm emergido não apenas como subprodutos citotóxicos de processos metabólicos como a respiração e a fotossíntese, mas como moléculas de sinalização que regulam respostas vegetais a diversos sinais ambientais e endógenos. As EROs são moléculas altamente reativas

414 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento geradas pela redução parcial de oxigênio (ver Ensaio 12.7 na internet). A maioria delas é formada em mitocôndrias e plastídios, nos peroxissomos e na parede celular. No contexto da sinalização celular, as NADPH-oxidases localizadas na membrana plasmática compõem a família de enzimas produtoras de EROs mais bem compreendida. As NADPH-oxidases (ou homólogas da oxidase de queima respiratória, RBOHSs, de respiratory burst oxidase homologs) transferem elétrons do NADPH citosólico doador de elétrons através da membrana para reduzir o oxigênio molecular extracelular. A ERO resultante, superóxido, pode dismutar para peróxido de hidrogênio, uma ERO mais permeável à membrana, que, aparentemente, também pode entrar nas células através de aquaporinas específicas. A atividade da NADPH-oxidase é regulada pela fosforilação de seus aminoácidos N-terminais e por ligação direta de Ca?* (ver Figura 15.5). Algumas das quinases responsáveis pela fosforilação dos N-terminais da NADPH-oxidase foram identificadas como CDPKs e CIPKs dependentes de CBL. As queimas oxidativas mediadas pela NADPH-oxidase, portanto, muitas vezes são encontradas a jusante das rotas de sinalização do Ca?*; por exemplo, na sinalização da defesa, onde mutantes defeituosos na produção de EROs exibem suscetibilidade alterada a patógenos. No entanto, existem também evidências de que as EROs geradas pela NADPH-oxidase possam atuar a montante da sinalização do Ca". Durante a sinalização do ácido abscísico (ABA) nas células-guarda, por exemplo, uma quinase2 relacionada à sacarose não fermentativa (SnRK2, sucrose non-fermenting related kinase2) é ativada (ver seção Rotas de sinalização hormonal) e, a seguir, fosforila e ativa a NADPH-oxidase RBOHF. A produção de EROs resultante parece sinalizar a entrada de Ca?* através de canais iônicos existentes na membrana plasmática permeável ao cálcio. Os alvos da sinalização das EROs estão apenas começando a ser identificados. A cadeia lateral de tiol dos resíduos do aminoácido cisteína, em especial, pode ser modificada por oxidação, formando ligações dissulfeto intramoleculares (dentro de polipeptídeo/proteína) ou intermoleculares (ligação cruzada oxidativa de [polilpeptídeos/ proteínas diferentes). Foi demonstrado que a regulação redox direta altera a atividade de ligação ao DNA ou a localização celular de vários fatores de transcrição e ativadores transcricionais. Na parede

celular, resíduos de tirosina de proteínas estruturais, conjugados de polissacarídeos de ácido ferúlico e monolignóis são alvos potenciais de EROs, que podem ter ligação cruzada oxidativamente para modificar a resistência ou as propriedades de barreira da parede celular. As moléculas de sinalização de lipídeos atuam como mensageiros secundários que regulam diversos processos celulares Fosfoglicerolipídeos e esfingolipídeos são componentes lipídicos primários de membranas plasmáticas vegetais e determinantes importantes de suas propriedades físicas (p. ex. carga da superfície da membrana, fluidez, curvatura local da membrana). Várias enzimas fosfolipases hidrolisam ligações específicas de fosfoglicerolipídeos para produzir moléculas de sinalização de lipídeos (Figura 15.6) (ver Capítulo 12). Por exemplo, acil hidrolases removem cadeias de acil graxos, resultando em um lisofosfolipídeo. Os lisofosfolipídeos são lipídeos bioativos pequenos caracterizados por uma única cadeia de carbono e um grupo da cabeça polar. Eles são mais hidrofílicos do que seus fosfolipídeos correspondentes e têm sido envolvidos na regulação do bombeamento de prótons na membrana plasmática e em outros processos. Os membros da família da fosfolipase A (PLA) clivam uma das ligações ésteres de acil, liberando um ácido graxo e um lisofosfolipídeo. A fosfolipase C (PLC) hidrolisa a ligação glicerofosfato para produzir diacilglicerol (DAG) e um grupo da cabeça fosforilado, tal como inositol-1,4,5-trisfosfato (IP,). Tanto DAG quanto IP; estão envolvidos na regulação dos fluxos de Ca”, que são importantes para uma ampla diversidade de processos fisiológicos (ver Figura 15.6B). A atividade da fosfolipase D (PLD) libera o grupo da cabeça do fosfolipídeo, produzindo ácido fosfatídico (PA), uma molécula de sinalização de lipídeos que aumenta rapidamente em resposta ao estresse ambiental. O PA é considerado um lipídeo de forma cônica que aumenta a curvatura local negativa da membrana; essas mudanças na curvatura poderiam promover a gemulação de vesículas ou a ligação de proteínas associadas à membrana por facilitação da inserção de aminoácidos hidrofóbicos na bicamada lipídica. O grupo da cabeça do PA carregado negativamente também estabelece interação eletrostática com bolsas (pockets) de ligação carregadas positivamente de proteínas efetoras. Nas células-guarda, o PA interage com proteínas de sinalização de ABA, promovendo o fechamento estomático (ver Capítulos 16 e 24). O PA também

modula a dinâmica dos microtúbulos e do citoesqueleto de actina. Ele aumenta a formação de filamentos de actina mediante ligação à atividade da proteína de capeamento de actina, regulando, desse modo, essa atividade. A proteína de capeamento de actina liga-se de uma maneira independente de Ca” às extremidades de crescimento de filamentos de actina, bloqueando a troca de subunidades (ver Capítulo 1). Hormônios e desenvolvimento vegetal A forma e a função dos organismos multicelulares não poderiam ser mantidas sem uma comunicação eficiente entre células, tecidos e órgãos. Nos vegetais superiores, a regulação e a coordenação do metabolismo, o crescimento e a morfogênese muitas vezes dependem de sinais químicos de uma parte da planta para outra. Essa ideia surgiu no século XIX com o botânico alemão Julius von Sachs (1832-1897). Sachs propôs que mensageiros químicos são os responsáveis pela formação e pelo crescimento de diferentes órgãos vegetais. Ele sugeriu também que os fatores externos, como a gravidade, poderiam afetar a distribuição dessas substâncias na planta. Na verdade, desde então se tornou evidente que a maioria das redes de sinalização

415 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal (A) Grupo da cabeça | Grupo da cabeça Lipídeo a PLD Colina PtdColina PC 0O = pPp— O” Etanolamina PtdEtn PE PLC—| Glicerol PtdGlicerol PG | Serina PtdSerina Ps H;/C—CH—CH, Inositol Ptdinositol PI | Inositol-monofosfato PtdinsP PIP PLA1 a ig. PLAZ = Inositol-bifosfato PtdiInP > PIP > 0 = C C > -o Acil hidrolase oH Ácido fosfatídico PA (B) Fosfolipídeos (PLs) e/ou galactolipídeos (GLs) PLs/GLs PC PA PLs PC Ptdlns(4,5)P > * Acil hidrolase PC-PLA PC-PLA E Relacionada C : 1 5 1 PLDo1 PLDô PLDe PI-PLC à patatina Y é Y Lisolipídeos + FA LisoPC + FA LisoPA + FA PA DAG + IP3 y Y | Resposta ao VAR | SN | Produção de Síntese do ácido Curvatura da ABA Citoesqueleto Tráfego de Fluxo de Ca?* oxilipinas? jasmônico (AJ) membrana Produção de EROs de microtúbulos membrana Bombeamento de vesicular e Acumulação de AJ Sensibilidade prótons? tráfego Degeneração ao H,50 > | de lipídeos Ativação da MAPK Y Y Y Y Y = Resposta a Maturação do Gravitropismo Abertura Sobrevivência Diferenciação Abertura estomática estresses Ê pólen da parte aérea estomática celular celular Tolerância à seca abióticos? Deiscência da antera Perda de água | Tolerância ao Padronização — Germinação da Defesa seua Abertura da flor Tolerância ao estresse dos pelos semente patógenos? À Senescência congelamento da raiz Percepção da luz Resposta a auxinas? Resposta ao estresse Figura 15.6 Enzimas modificadoras de lipídeos remodelam membranas celulares e produzem moléculas de sinalização de lipídeos. (A) Estrutura, hidrólise, nome e abreviações dos fosfolipídeos comuns. (À esquerda) A estrutura geral de um fosfolipídeo é mostrada, consistindo em duas cadeias acil graxas esterificadas para uma estrutura básica de glicerol, um fosfato (criando a parte “fosfatidil” [Ptd]) e que traduz sinais ambientais em respostas de crescimento e desenvolvimento regula o metabolismo ou a redistribuição desses mensageiros químicos endógenos. Embora Sachs não conhecesse a identidade desses mensageiros químicos, suas ideias levaram à descoberta definitiva desses compostos. Os hormônios são mensageiros químicos, produzidos em uma célula, que modulam os processos celulares em outra célula, interagindo com proteínas específicas que funcionam como receptores ligados a rotas de transdução de sinal. Como no caso dos hormônios animais, a maioria dos hormônios vegetais, em concentrações extremamente

baixas, é capaz de ativar respostas em células-alvo. Emboum grupo cabeça variável. As posições sujeitas à ação da fosfolipase (PLA1, PLAZ2, PLC e PLD) são indicadas pelas setas vermelhas. (À direita) Uma tabela de possíveis grupos da cabeça com suas abreviações. (B) Substratos de lipídeos de membrana e mensageiros produzidos por diferentes enzimas de hidrólise de fosfolipídeos e galactolipídeos, e seus efeitos fisiológicos e celulares a jusante. (De Wang, 2004.) ra os detalhes do controle hormonal do desenvolvimento sejam completamente diversos, todas as rotas hormonais básicas compartilham características comuns (Figura 15.7). Por exemplo, a percepção de sinais e o programa de desenvolvimento muitas vezes resultam em aumentos ou decréscimos na biossíntese de hormônios. O hormônio é, então, transportado para um sítio de ação. A percepção do hormônio por um receptor resulta em eventos transcricionais ou pós-transcricionais (p. ex. fosforilação, reciclagem proteica, extrusão iônica) que, por fim, induzem uma *N. de T. Fosfatidilinositol-4,5-bifosfato.

416 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 15.7 Esquema comum da regulação hormonal. Entrada Transporte para o sítio de ação y Receptor < < resposta fisiológica ou de desenvolvimento. Além disso, a resposta pode ser atenuada por mecanismos de retroalimentação negativa, que reprimem a síntese hormonal, e por catabolismo ou sequestro, que se combinam para causar o retorno da concentração hormonal ativa para os níveis de pré-sinal. Dessa maneira, a planta readquire a capacidade de responder à próxima entrada de sinal. O desenvolvimento vegetal é regulado por nove hormônios principais: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, ácido abscísico, brassinosteroides, jasmonatos, ácido (A) Auxinas (B) Giberelinas CH; — COOH N | H Ácido 3-indolacético (AIA) (E) Ácido abscísico GA; R = H CH CH GA; R = 0H 2E97/A E ú OH (F) Brassinosteroides di (S)-cis-ABA (forma ativa de ocorrência natural)) (0) Brassinolídeo ambiental Y Retro- Término da resposta alimentação Compartimentalização/ conjugação reversível — Catabolismo Efluxo salicílico e estrigolactonas (Figura 15.8). Além disso, vários peptídeos, como CLAVATAS, atuam por distâncias curtas para controlar o desenvolvimento embrionário e a padronização dos meristemas apicais. Na verdade, nos próximos anos, a lista de moléculas sinalizadoras e de reguladores do crescimento provavelmente continue a se expandir. Aqui, será feita uma breve introdução de auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, ácido abscísico e brassinosteroides; os papéis dos jasmonatos e do ácido salicílico durante as interações bióticas serão discutidos no Capítulo 253. (C) Citocininas (D) Etileno —— HO H H S,20 pe = e€ * H H HN NH H H NZ | N AN N » LA E, : Cinetina Zeatina CH, (G) Ácido salicílico (H) Estrigolactona (o) oH oH (l) Ácido jasmônico (o) CooH Figura 15.8 Estruturas químicas dos fitormônios.

A auxina foi descoberta em estudos iniciais da curvatura do coleóptilo durante o fototropismo A auxina é essencial ao crescimento vegetal, e a sua sinalização funciona praticamente em cada aspecto do desenvolvimento. Ela foi o primeiro hormônio do crescimento a ser estudado em plantas, sendo descoberta após a predição de sua existência por Charles e Francis Darwin na obra O Poder do Movimento nas Plantas (The Power of Movement in Plants, 1881). Eles estudaram a curvatura de bainhas de folhas jovens (coleóptilos) de plântulas do alpiste (Phalaris canariensis) e os hipocótilos de plântulas de outras espécies em resposta à luz unidirecional. Eles concluíram que um sinal produzido no ápice se deslocava para baixo, fazendo as células inferiores crescerem mais rapidamente no lado sombreado do que no lado iluminado. Subsequentemente, foi demonstrado que o sinal era uma substância química que podia se difundir em blocos de gelatina (Figura 15.9). Os fisiologistas vegetais chamaram o sinal químico de auxina, originária da palavra grega auxein, que significa “aumentar” ou “crescer”; eles identificaram o ácido 3-indolacético (AIA) como a auxina vegetal primária. Em algumas espécies, o ácido 4-cloro-3-indolacético (4-cloro-AIA) e o ácido fenilacético atuam como auxinas naturais, mas o AIA é a forma mais abundante e fisiologicamente mais importante (ver Figura 15.84). Como a estrutura do AIA é relativamente simples, os pesquisadores prontamente foram capazes de sintetizar uma ampla série de moléculas com atividade auxínica. Alguns desses compostos, como o ácido 1-naftaleno-acético (ANA), o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D) e o ácido 2-metóxi-3,6-diclorobenzoico (dicamba), são agora usados amplamente como reguladores do crescimento e herbicidas na horticultura e na agricultura. Plântula de Darwins (1880) 417 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal As giberelinas promovem o crescimento do caule e foram descobertas em relação à “doença da planta boba” do arroz Um segundo grupo de hormônios vegetais é o das giberelinas (abreviadas como GA e numeradas na sequência cronológica de sua descoberta). Esse grupo compreende um grande número de compostos, todos ácidos tetracíclicos (quatro anéis) diterpenoides, mas apenas alguns deles, principalmente GA, GA,, GA, e GA,, têm atividade biológica intrínseca (ver Figura 15.8B). Um dos efeitos mais admiráveis das GAs biologicamente ativas, alcançado por seu papel na promoção

do alongamento celular, é a indução do alongamento do entrenó em plântulas anãs. As GAs têm outros papéis diversos durante o ciclo de vida da planta: por exemplo, elas podem promover a germinação de sementes (ver Capítulo 18), a transição para o florescimento (ver Capítulo 20), o desenvolvimento do pólen e o crescimento do tubo polínico (ver Capítulo 21), além do desenvolvimento do fruto (ver Capítulo 21). As GAs foram reconhecidas pela primeira vez por Eichi Kurosawa em 1926 e isoladas por Teijiro Yabuta e Yusuke Sumuki na década de 1930, como produtos naturais no fungo Gibberella fujikuroi (chamado atualmente de Fusarium fujikuroi), do qual os hormônios derivam seu nome. Os indivíduos do arroz infectados com F. fujikuroi tornam-se anormalmente altos, o que os deixa suscetíveis à queda e com produção reduzida; daí o nome bakanae, ou "doença da planta boba". Esse crescimento excessivo pode ser reproduzido pela aplicação de GAs em plântulas de arroz não infectadas. F. fujikuroi produz várias GAs diferentes; a mais abundante delas é GA,, também chamada de ácido giberélico, que pode ser obtido comercialmente para uso horticultural e agronômico. Por exemplo, GA, é pulverizada sobre videiras para produzir uvas maiores e sem A partir dos experimentos de fototropismo, C. e F. Darwin concluíram, em 1880, que um estímulo ao crescimento é produzido no ápice do coleóptilo e aveia com Liz 4 dias ENA Dad Coleóptilo Semente Plântula intacta — Ápice do Cobertura opaca 1 cm (curvatura) coleóptilo removido (sem curvatura) Boysen-Jensen (1913) [47 transmitido para a zona pi de crescimento. no ápice (sem curvatura) Em 1913, P. Boysen-Jensen descobriu que o estímulo 9 ao crescimento atravessa a gelatina, mas não passa pela barreira impermeável à água, como a mica. Lâmina de Lâmina de mica Remoção Gelatina entre A curvatura mica inserida | inseridano lado do ápice o ápiceeo fototrópica no lado não iluminado coleóptilo normal iluminado (curvatura) decapitado permanece possível (sem curvatura) Figura 15.9 Primeiros experimentos sobre a natureza química da auxina.

Figura 15.10 (A) A giberelina induz o crescimento em uvas "Thompson sem sementes". Cachos não tratados normalmente permanecem pequenos devido ao aborto natural de sementes. O cacho da esquerda é não tratado. Durante o desenvolvimento dos frutos, o cacho da direita foi pulverizado com GAs, produzindo frutos maiores e alongamento dos pedicelos (pedúnculos dos frutos). (B) O efeito da GA, exógena sobre o milho do tipo selvagem (identificado como "normal" na fotografia) e o mutante anão (d17). A giberelina estimula o alongamento expressivo do caule no mutante anão, mas apresenta pouco ou nenhum efeito sobre a planta alta do tipo selvagem. (C) O repolho, uma planta de dias longos, permanece com pequeno porte em forma de roseta sob condições de dias curtos, mas pode ser induzido ao bolting (com entrenós longos) e à floração por aplicações de GAs. No caso ilustrado, foram produzidos pedúnculos florais gigantes. (B cortesia de B. Phinney.) sementes que rotineiramente são compradas em mercados (Figura 15.104). Respostas impressionantes foram obtidas quanto ao alongamento do caule de plantas anãs ou em rosetas, em especial em ervilhas (Pisum sativum) geneticamente anãs, milho anão (Zea mays) (Figura 15.10B) e muitas plantas em roseta (Figura 15.100). Logo após a primeira caracterização de GAs a partir de F. fujikuroi, descobriu-se que as plantas possuem também substâncias semelhantes às GAs, mas em quantidade muito menor do que no fungo. A primeira GA vegetal a ser identificada foi GA,, descoberta em extratos de sementes do feijão escarlate em 1958. Atualmente, sabe-se que as GAs são ubíquas em plantas e também estão presentes em vários fungos, além de F. fujikuroi. A maioria das espécies estudadas até agora contém GA, e/ou GA,, de modo que essas são as GAs às quais se atribui a função "hormonal". Além de GA, e GA,, as plantas contêm muitas GAs inativas que representam os precursores ou os produtos da desativação das GAs bioativas. As citocininas foram descobertas como fatores promotores da divisão celular em experimentos de cultura de tecidos As citocininas foram descobertas em uma pesquisa sobre fatores que estimulavam a divisão de células vegetais (i.e. passam por citocinese) em combinação com a auxina, (B) (C) outro fitormônio. Foi identificada uma pequena molécula que, na presença de auxina, podia estimular a proliferação do tecido parenquimático medular do tabaco em

cultura (Figura 15.114). A molécula indutora da citocinese foi denominada cinetina. A cinetina é uma citocinina sintética, mas sua estrutura é similar à das citocininas de ocorrência natural (ver Figura 15.80). Conforme será visto em outros capítulos, as citocininas têm efeitos em muitos processos fisiológicos e de desenvolvimento, incluindo a senescência foliar (ver Capítulo 22), a dominância apical (ver Capítulo 18), a formação e a atividade dos meristemas apicais (ver Capítulo 17), o desenvolvimento gametofítico (ver Capítulo 21), a promoção da atividade de dreno, o desenvolvimento vascular e a quebra da dormência da gema (ver Capítulo 19). Além disso, as citocininas desempenham papéis importantes na interação das plantas com fatores bióticos e abióticos, abrangendo os estresses salino e pela seca, os macronutrientes (incluindo nitrato, fósforo, ferro e sulfato), as relações simbióticas com bactérias fixadoras de nitrogênio e fungos micorrízicos arbusculares, bem como bactérias patogênicas, fungos, nematódeos e vírus (Figura 15.11B) (ver também Capítulos 23 e 24). O etileno é um hormônio gasoso que promove o amadurecimento do fruto e outros processos do desenvolvimento O etileno é um gás com uma estrutura química simples (ver Figura 15.8D). Ele foi primeiro identificado como um regulador de crescimento vegetal em 1901 por Dimitry Neljubov, quando demonstrou a capacidade de alterar o

dwarf-1
dwarf-1
+GA
NORMAL
NORMAL
+GA

Auxina O pofa FS vs gts es Auxina + citocinina (B) Figura 15.11 A citocinina acentua a divisão celular e o esverdeamento. (A) Explantes foliares de Arabidopsis do tipo selvagem foram induzidos a formar calo (conjunto de células não diferenciadas), mediante cultura na presença apenas de auxina (parte superior) ou de auxina mais citocinina (parte inferior). A citocinina foi necessária para o crescimento do calo e o esverdeamento na presença da luz. (B) Formação de tumor no caule de um tomateiro infectado com a bactéria da galha da coroa, Agrobacterium tumefaciens. Dois meses antes de ser feita esta fotografia, o caule foi ferido e inoculado com uma cepa virulenta da bactéria da galha da coroa. (A de Riou-Khamilichi et al., 1999; B de Aloni et al., 1998, cortesia de R. Aloni.) crescimento de plântulas de ervilha estioladas no laboratório (Figura 15.12A). Subsequentemente, o etileno foi identificado como um produto natural sintetizado por tecidos vegetais. O etileno regula uma ampla gama de respostas em plantas, incluindo a germinação da semente e o crescimento da plântula, a expansão e a diferenciação celular, a senescência e a abscisão foliar e floral (ver Capítulos 18 e 22), além de respostas aos estresses bióticos e abióticos (ver Capítulos 23 e 24), incluindo a epinastia (Figura 15.128). O ácido abscísico regula a maturação da semente e o fechamento estomático em resposta ao estresse hídrico O ácido abscísico (ABA) é um hormônio ubíquo em plantas vasculares e tem sido encontrado também em musgos, alguns fungos fitopatogênicos e uma ampla gama de metazoários. O ABA é um terpenoide com 15 carbonos (ver Figura 15.8E) que foi identificado na década de 1960 como um composto inibidor do crescimento associado ao começo da quebra da dormência e à promoção da abscisão 419 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal (A) (B) Figura 15.12 Respostas ao etileno. (A) Resposta tríplice de plântulas de ervilha estioladas. Plântulas de ervilha com seis dias foram cultivadas no escuro na presença de 10 ppm (partes por milhão) de etileno (à direita) ou deixadas sem tratamento (à esquerda). As plântulas tratadas apresentaram intumescimento radial, inibição do alongamento do epicótilo e crescimento horizontal do epicótilo (diagravitropismo). (B) Epinastia foliar no tomateiro. A epinastia, ou curvatura das folhas para baixo (à direita), é causada pelo tratamento com etileno. Um tomateiro não tratado é mostrado à esquerda. A epinastia ocorre quando as células do lado superior do pecíolo crescem mais

rápido que as do lado inferior. (Cortesia de S. Gepstein.) do fruto do algodoeiro. Contudo, trabalhos posteriores demonstraram que o ABA promove a senescência, o processo que precede a abscisão, em vez da própria abscisão. Desde então, verificou-se também que o ABA é um hormônio que regula respostas aos estresses salino, por desidratação e térmico, incluindo o fechamento estomático (Figura 15.13) (ver Capítulo 24). O ABA também promove a maturação e a dormência da semente (ver Capítulo 18) e regula o crescimento de raízes e partes aéreas, a heterofilia (produção de tipos foliares diferentes em um único indivíduo), o florescimento e algumas respostas a patógenos (ver Capítulo 23). Os brassinosteroides regulam a fotomorfogênese, a germinação e outros processos do desenvolvimento Os brassinosteroides, inicialmente denominados brassinas, foram primeiramente descobertos como substâncias promo

420 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento toras do crescimento, presentes no pólen de Brassica napus (canola). Análises posteriores com raios X mostraram que a brassina mais bioativa nas eudicotiledôneas, que era chamada de brassinolídeo, é um esteroide poli-hidroxilado similar aos hormônios esteroides animais (ver Figura 15.8F). Muitos brassinosteroides têm sido identificados, principalmente intermediários das rotas catabólicas ou biossintéticas dos brassinolídeos. Desses, as duas formas conhecidas de brassinosteroides ativos são o bras(A) (B) Heterozigoto bril Mutante cpd ' Homozigoto brita ma(Cc) Mutante det? Tipo selvagem (D) Tipo , selvagem. Mutante det2 Figura 15.13 Fechamento estomático em resposta ao ABA. Na presença da luz, os estômatos estão abertos para as trocas gasosas com o ambiente (à esquerda). O tratamento com ABA fecha os estômatos na presença da luz (à direita). Essa reação reduz a perda de água durante o dia sob condições de estresse pela seca. sinolídeo e seu precursor imediato castasterona, embora uma forma seja predominante, dependendo da espécie vegetal e do tipo de tecido. Os brassinosteroides são hormônios vegetais ubíquos que, como as auxinas e as GAs, parecem preceder a evolução das plantas terrestres. Nas angiospermas, os brassinosteroides são encontrados em níveis baixos em diversos órgãos (p. ex. flores, folhas, raízes) e em níveis relativamente mais altos no pólen, nas sementes imaturas e nos frutos. Heterozigoto cpd Figura 15.14 Mutantes de Arabidopsis deficientes em brassinosteroides. (A) O mutante homozigoto bril, com 3 semanas de idade e cultivado na presença da luz (à esquerda), apresenta um nanismo severo, em comparação ao mutante heterozigoto bril (à direita), que exibe morfologia do tipo selvagem. (B) O mutante heterozigoto cpd (constitutive photomorphogenisis and dwarfism), com 3 semanas de idade e cultivado na presença da luz (à esquerda), igualmente exibe um fenótipo anão; o heterozigoto com um fenótipo do tipo selvagem está à direita. (C) O mutante det2 adulto cultivado na presença da luz é anão, em comparação com a planta do tipo selvagem. (D) O mutante det? à esquerda, cultivado no escuro, apresenta hipocótilo curto e espesso, além de cotilédones expandidos; o tipo selvagem cultivado no escuro está à direita. (Cortesia de S. Savaldi-Goldstein.)

Os brassinosteroides exercem papéis essenciais em uma ampla gama de fenômenos de desenvolvimento vegetal, abrangendo divisão celular, alongamento celular, diferenciação celular, fotomorfogênese, desenvolvimento reprodutivo, germinação, senescência foliar e resposta a estresses. Mutantes deficientes na síntese de brassinosteroides, como det? e cpd, apresentam anormalidades no crescimento e no desenvolvimento, incluindo nanismo (Figura 15.14) e dominância apical reduzida (ver Capítulo 19). Mutantes deficientes de brassinosteroides em Arabidopsis também exibem crescimento desestiolado quando cultivados no escuro (ver Figura 15.14D) e, no milho, mostram flores masculinas feminizadas. As estrigolactonas reprimem a ramificação e promovem interações na rizosfera As estrigolactonas, que ocorrem em cerca de 80% das espécies vegetais, constituem um grupo de lactonas terpenoides (ver Figura 15.8H). Elas foram originalmente descobertas como estimulantes da germinação derivados do hospedeiro para plantas parasíticas de raízes, como estriga (Striga spp.) e orobanques (Orobanche e Phelipanche spp.) (Figura 15.15). Elas também promovem interações simbióticas com fungos micorrízicos arbusculares, facilitando a absorção de fosfato do solo. Além disso, as estrigolactonas reprimem a ramificação das raízes, bem como estimulam a atividade cambial e o crescimento secundário (ver Capítulo 19). Elas têm funções análogas em raízes, onde reduzem a formação de raízes adventícias e de raízes laterais e promovem o crescimento de pelos. (A) Figura 15.15 | Indivíduos de arroz colonizados por plantas parasíticas de raiz. (A) Estriga de flores cor-de-rosa (Striga hermonthica) parasitando um indivíduo de arroz. (B) Plântula estiolada de 5. hermonthica invadindo uma raiz de arroz. (Fotos cedidas por Ken Shirasu.) 421 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal Figura 15.16 Mecanismos reguladores homeostáticos que influenciam a concentração de hormônios. Fatores positivos e negativos trabalham em conjunto para manter a homeostase hormonal. Metabolismo dos fitormônios e homeostase Para serem sinais eficazes, as concentrações dos hormônios vegetais devem ser rigorosamente reguladas de uma maneira específica ao tipo de célula e específica ao tecido. Em termos mais simples, a concentração do hormônio em um tecido ou célula é determinada pelo equilíbrio entre a taxa de aumento em sua concentração (p. ex. por síntese local/ativação ou por importação de outra parte da

planta) e a taxa de decréscimo em sua concentração (p. ex. por inativação, degradação, sequestro ou efluxo) (Figura 15.16). No entanto, a regulação dos níveis hormonais é complicada por muitos fatores. Primeiro, as rotas biossintéticas primárias dos hormônios podem ser aumentadas por mecanismos biossintéticos secundários. Segundo, pode haver variantes estruturais múltiplas de um hormônio, que modificam-se amplamente em sua atividade biológica. Finalmente, conforme será visto mais adiante, pode haver múltiplos mecanismos para remover o hormônio ativo de um sistema. Nesta seção, são discutidos os mecanismos de modulação das concentrações hormonais localmente (dentro de uma célula ou de um tecido). Na próxima seção, será abordado o transporte hormonal entre partes diferentes de uma planta. O indol-3-piruvato é o intermediário principal na biossíntese da auxina O AJA está relacionado estruturalmente ao aminoácido triptofano e é sintetizado primariamente em um processo de duas etapas, usando o indol-3-piruvato (IPyA) como intermediário (Figura 15.17). A segunda etapa da rota é executada pelo produto gênico YUCCA, uma triptofano aminotransferase. Conforme será visto em outros capítulos, os genes YUCCA desempenham muitos papéis importantes no desenvolvimento vegetal. Eles foram identificados primeiro em Arabidopsis como uma mutação dominante que provoca níveis elevados de auxina livre. O nome do mutante foi derivado do fenótipo da planta adulta, que exibe aumento da dominância apical, inflorescência longa e folhas epinásticas estreitas, reminiscentes de um indivíduo de Yucca. Um fenótipo similar pode ser observado em um mutante de Arabidopsis que superexpressa o gene YUCO (Figura 15.18).

(A)

(B)

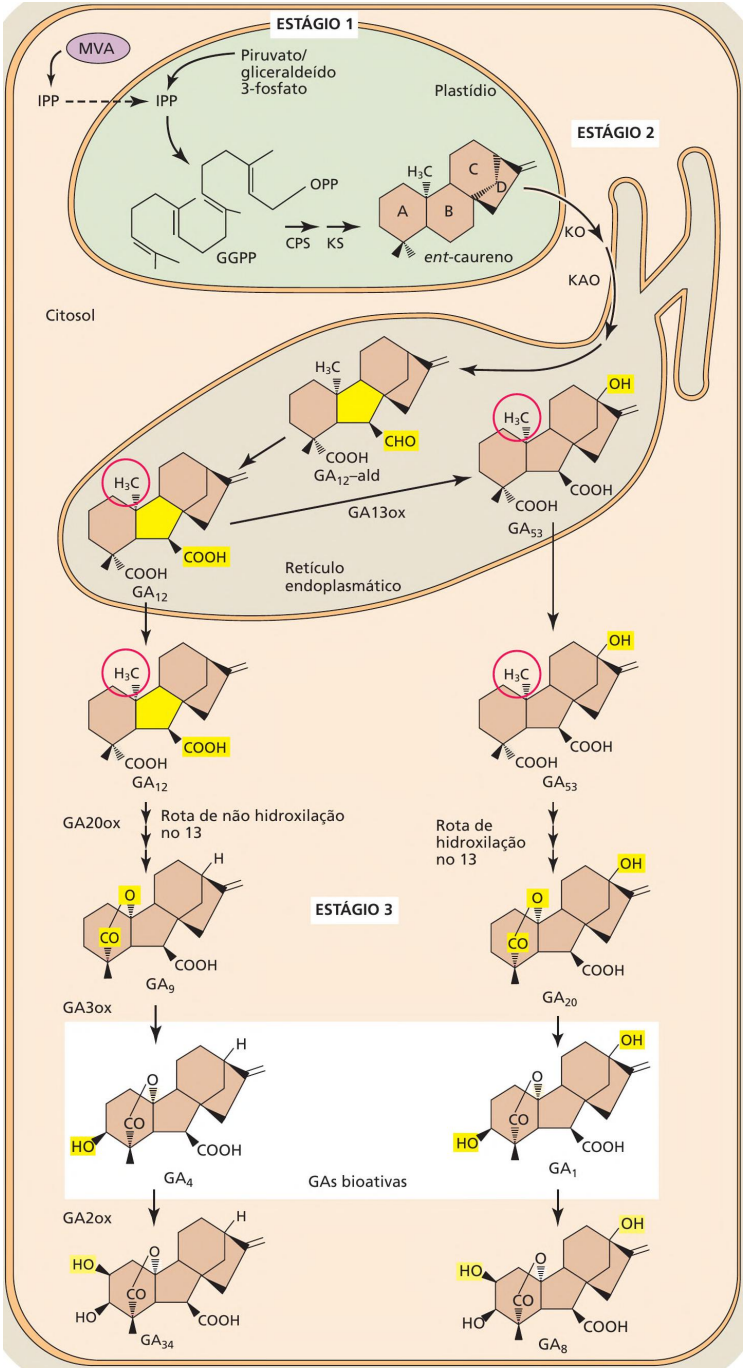
 Figura 15.17 | Biossíntese da auxina a partir do triptofano (Trp). Na primeira etapa, o Trp é convertido em indol-3-piruvato (IPyA) pela família TAA de triptofanos aminotransferase. Subsequentemente, o AIA é produzido a partir de IPyA pela família YUC de flavinas monoxigenase. A biossíntese do AIA está associada a tecidos que se dividem e crescem rapidamente, em especial nas raízes. Embora praticamente todos os tecidos vegetais pareçam capazes de produzir níveis baixos de AIA, os meristemas apicais de caules, folhas jovens e frutos jovens são os sítios principais de síntese da auxina. Em plantas que produzem compostos defensivos de indolglicosinolato (ver Capítulo 23), o AIA também pode ser sintetizado a partir do triptofano, por uma rota com indolacetonitrila como intermediário (ver Apêndice 3 na internet). Nos grãos do milho, o AIA também parece ser sintetizado por uma rota independente de triptofano. A auxina é tóxica em concentrações celulares elevadas; sem controles homeostáticos, o hormônio pode facilmente desenvolver níveis tóxicos. O catabolismo da Tipo selvagem yuc6-ID Figura 15.18 Mutante de Arabidopsis superexpressando o gene YUC6. O mutante de ativação yuc6-1D dominante (à direita) contém níveis elevados de AIA livre em relação ao tipo selvagem (à esquerda) devido à superexpressão de YUCCA6. Observe a altura maior, a ramificação reduzida e a senescência retardada do mutante. (Cortesia do Dr. Jeong Im Kim.) TAA ES N H IPyA AIA auxina por conjugação a hexoses e degradação oxidativa garante a remoção permanente de hormônio ativo, quando a concentração excede o nível ideal ou quando a resposta ao hormônio é completa. A conjugação covalente de aminoácidos ao AIA pode também resultar em inativação permanente. Todavia, a maioria dos conjugados de aminoacil serve como forma de reserva, da qual o AIA pode ser rapidamente liberado por processos enzimáticos. O ácido indol-3-butírico (AIB) é um composto usado rotineiramente na horticultura para promover o enraizamento de estacas; no peroxissomo, ele é rapidamente convertido em AIA por B-oxidação. Tanto livre quanto conjugado, o AIB ocorre naturalmente nas plantas e serve como fonte de auxina para processos específicos do desenvolvimento. Em algumas espécies, tem sido demonstrado também que a auxina se conjuga a peptídeos, glicanos complexos (unidades múltiplas de açúcares) ou glicoproteínas, mas ainda não se conhece o papel fisiológico exato

desses conjugados. A Figura 15.19 apresenta um diagrama da armazenagem (reserva) e dos destinos catabólicos da auxina. O sequestro de auxina em compartimentos de endomembranas, principalmente o RE, também parece regular os níveis desse hormônio disponíveis para sinalização. As proteínas que medeiam o movimento de ATA através da membrana do RE foram identificadas, e uma grande reserva de AUXIN BINDING PROTEIN1 (ABP1), um receptor de auxina extracelular (discutido mais adiante neste capítulo), é encontrada principalmente no lume do RE. A bem documentada toxicidade da auxina aplicada exogenamente, em especial em espécies de eudicotiledôneas, estabelece uma base para uma família de auxinas sintéticas, como o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), que há muito têm sido usadas como herbicidas. As mutações causadoras da superexpressão da auxina (ver Figura 15.18) tenderiam a ser letais se não houvesse o controle homeostático dos níveis desse hormônio. As auxinas sintéticas são mais eficazes como herbicidas do que as auxinas naturais porque elas são muito menos sujeitas ao controle homeostático — degradação, conjugação, transporte e sequestro — do que as naturais. As giberelinas são sintetizadas pela oxidação do diterpeno ent-caureno As GAs são sintetizadas em várias partes de uma planta, incluindo sementes em desenvolvimento, sementes

(A) Reversível (reserva) mio-inositol Peptídeos AIA —mio-inositol IAA —Glicoproteínas 1 | Glucanos Transferase AIA —Gluc > Hidrolase GH3 (uma amido AIA —Ala Transferase A sintetase) — Leu Hidrolase Co, IAMTA E REM < = Peroxidase AIA metilesterase AIB-sintase IBA — Ala Transferase AIB —Gluc Hidrolase | AIB — CoA I B-oxidação | Y AIA —CoA germinando, folhas em desenvolvimento e entrenós em alongamento. A rota biossintética, que começa nos plastídios, leva à produção de uma molécula precursora linear (cadeia reta) contendo 20 átomos de carbono, geranilgeranildifosfato, ou GGPP, que é convertido em ent-caureno. Esse composto é oxidado sequencialmente por enzimas associadas ao RE, levando à GA,,, a primeira GA formada em todas as plantas estudadas até agora. Enzimas dioxigenases no citosol são capazes de oxidar GA,, em todas as outras giberelinas, em rotas que podem ser interconectadas de tal maneira que formam uma complexa grade metabólica. A Figura 15.20 apresenta um resumo das rotas sintéticas das GAs. As rotas envolvidas na biossíntese e no catabolismo de GAs estão sob forte controle genético. Até agora, vários mecanismos têm sido descritos, abrangendo inativação de GAs por uma família de enzimas denominadas GA 2-oxidases, metilação via metiltransferase e conjugação a açúcares. A modulação genética dessas rotas exerce um papel importante no desenvolvimento vegetal. Conforme será visto no Capítulo 19, por exemplo, a expressão do gene KNOXI no meristema apical do caule, que é crucial para o funcionamento correto desse tecido, reduz os níveis de GA por inibição de sua biossíntese e promoção de sua inativação. A biossíntese da GA também é regulada pela inibição por retroalimentação, quando a GA celular excede os níveis do limiar. A aplicação de GA exógena causa regulação para baixo (downregulation) dos genes GA200x e 423 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal (B) Irreversível (degradação) oxAlA —, oxAlA —Gluc —Asp IAA GI — oxAlA Asp —Glu 3-metileno-oxindol (pode não ocorrer in vivo) Figura 15.19 Conjugação e degradação de AIA. O diagrama mostra diversos conjugados de AIA e as rotas metabólicas envolvidas em sua síntese e decomposição. As setas simples indicam rotas irreversíveis; as setas duplas indicam rotas reversíveis. (A) Formas reversíveis (reserva) de auxina e conjugados de auxina. (B) Formas irreversivelmente degradadas de auxina e conjugados de auxina. A B-oxidação do ácido indol-3-butírico (AIB)

a AIA ocorre no peroxissomo. O AIA pode ser oxidado irreversivelmente a ácido oxindol-3-acético (oxAIA), antes ou depois de ser conjugado à glicose (0xAIA-Glc). O conjugado de AIA com Asp ou Glu também pode ser irreversivelmente degradado ao conjugado de OxAIA. IAMTA, indol-3-acetato-O-metiltransferase1. (De Woodward e Bartel, 2005.) GA30x, cujos produtos catalisam as duas etapas finais na formação de GAs bioativas (GA, e GA,. As citocininas são derivadas da adenina com cadeias laterais de isopreno As citocininas são derivadas da adenina. A classe mais comum de citocininas tem cadeias laterais de isoprenoide, incluindo isopenteniladenina (iP), di-hidrozeatina (DHZ) e zeatina, a citocinina mais abundante nas plantas superiores. As citocininas são formadas de ADP/ATP e dimetilalildifosfato (DMAPP), principalmente nos plastídios. Um esquema simplificado da rota biossintética das citocininas é mostrado na Figura 15.21. Além das bases livres, que são as únicas formas ativas, as citocininas também estão presentes na planta como ribosídeos (nos quais um açúcar ribose é fixado ao nitrogênio 9 do anel), ribotídeos (nos quais a porção de açúcar ribose contém um grupo fosfato) ou glicosídeos (em que uma molécula de açúcar está fixada ao nitrogênio 3, 7 ou 9 do anel de purina ou ao oxigênio da zeatina ou da cadeia lateral de di-hidrozeatina). Além dessa inativação mediada por glicosilação, os níveis de citocinina ativa também são diminuídos catabolicamente mediante clivagem irreversível por citocininas oxidase. Coerente com seu papel na promoção da divisão celular, a citocinina é necessária para o funcionamento correto do meristema apical do caule e, por isso, é rigorosamente regulada (ver Capítulo 19). Enquanto inibe os níveis de

424 Unidade III Crescimento e Desenvolvimento ESTÁGIO 1 Piruvato/ gliceraldeído 3-fosfato Citosol Retículo endoplasmático Z CooH GAs2 GA200x Res não hidroxilação ESTÁGIO 3 GAs bioativas hidroxilação no 13 ESTÁGIO 2


ESTÁGIO 1
MVA
IPP
IPP
Piruvato/
gliceraldeído
3-fosfato
Plastídio
OPP
GGPP
CPS
KS
ent-caureno
ESTÁGIO 2
KO
KAO
Citosol
GA12–ald
GA13ox
GA53
GA12
Retículo
endoplasmático
GA12
GA53
GA20ox
Rota de não hidroxilação
no 13
Rota de
hidroxilação
no 13
ESTÁGIO 3
GA9
GA20
GA3ox
GA4
GA1
GAs bioativas
GA2ox
GA34
GA8

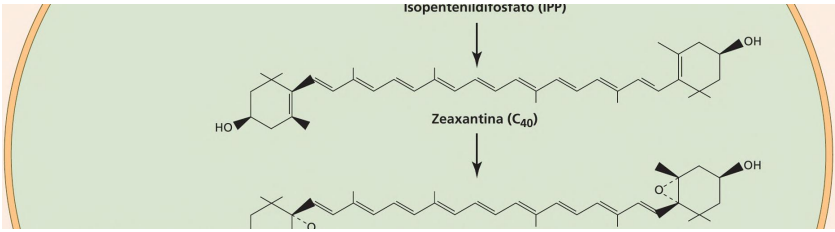
4 Figura 15.20 Ostrês estágios da biossíntese de GA. Os destaques em amarelo indicam a parte da molécula que foi modificada na reação anterior. No estágio 1, no plastídio, geranilgeranildifosfato (GGPP) é convertido em ent-caureno. No estágio 2, no retículo endoplasmático, o ent-caureno é convertido em GA,,-aldeído e GA,,. Por hidroxilação no carbono 13, GA, é convertida em GAs.. No estágio 3, no citosol, GA, e GA.; são convertidas em outras GAs, via rotas paralelas. Essa conversão prossegue com uma série de oxidações no carbono 20 (círculos vermelhos), resultando na perda final do carbono 20 e na formação de giberelinas-C,g. A DMAPP HO OH ATP/ADP NZ N ae, N N emma) HO OH iPRTP/IPRDP as: Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal 425 3-B-hidroxilação, então, produz GA, e GA, como as GAs bioativas em cada rota. Depois, a hidroxilação no carbono 2 converte GA, e GA, nas formas inativas GA,, e GA,, respectivamente. Na maioria das espécies, a rota de hidroxilação no 13 predomina, embora em Arabidopsis e algumas outras plantas a rota principal seja a da não hidroxilação no 13. MVA, ácido mevalônico; IPP, isopentenildifosfato; CPS, ent-copalildifosfato sintase; KS, ent-caureno sintase; KO, ent-caureno oxidase; KAO, ácido ent-caurenoico oxidase; GA200x, GA 20-oxidase; GA30x, GA 3-oxidase; GA2ox, GA 2-oxidase; GA130x, GA 13-oxidase. Figura 15.21 Rota biossintética simplificada para a biossíntese das citocininas. A primeira etapa envolvida na biossíntese da citocinina, catalisada pela isopentenil transferase (IPT), é a adição da cadeia lateral do DMAPP (dimetilalildifosfato) a um grupo funcional de adenosina (ATP ou ADP). iPRTP ou iPRDP é convertido em ZTP ou ZDP, respectivamente, pela citocromo P450-monoxigenase (CYP735A) e, finalmente, é convertido em zeatina. As citocininas di-hidrozeatina (DHZ) são produzidas a partir de várias formas de trans-zeatina por uma enzima desconhecida (não mostrado). As formas ribotídeo e ribosídeo da trans-zeatina podem ser interconvertidas, e a trans-zeatina pode ser formada a partir do ribotídeo pela família LONELY GUY (LOG) das enzimas citocinina nucleosídeo 5'-monofosfato fosfoidrolases. iPRDP, isopenteniladenina ribosídeo 5"-difosfato; iPRTP, isopenteniladenina ribosídeo 5"-trifosfato; ZTP, trans-zeatina ribosídeo 5'-trifosfato; ZDP, trans-zeatina ribosídeo 5"-difosfato. dee qu em H HO a trans-zeatina HO OH HO OH HO OH Base livre ZTP/ ZDP trans-zeatina ribosídeo trans-zeatina Ke 5'-monofosfato

ribosídeo vá VS Ribotídeos Ribosídeo

426 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento GA, a expressão do gene KNOX aumenta os níveis de citocinina no meristema apical do caule por regulação para cima (upregulation) do gene biossintético da citocinina ISOPENTENIL TRANSFERASE7 (IPT7) (ver Figura 15.21). O etileno é sintetizado da metionina via ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico intermediário O etileno pode ser produzido por quase todas as partes de plantas superiores, embora a taxa de produção dependa do tipo de tecido, do estágio de desenvolvimento e dos aportes ambientais. Por exemplo, certos frutos maduros passam por uma queima respiratória em resposta ao etileno, e os níveis desse hormônio aumentam nesses frutos no período do amadurecimento (ver Capítulo 21). O etileno é derivado do aminoácido metionina e do intermediário S-adenosilmetionina, que é gerado no ciclo de Yang (Figura 15.22). A primeira etapa envolvida na biossíntese, e geralmente limitante da taxa, é a conversão de S-adenosilmetionina em ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) pela enzima ACC -sintase. A seguir, o ACC é convertido em etileno pelas enzimas denominadas ACC-oxidases. Como o etileno é um hormônio gasoso, não há evidências de seu catabolismo em plantas, e ele se difunde rapidamente para fora dos tecidos vegetais quando a biossíntese é farmacologicamente interrompida. O ácido abscísico é sintetizado de um carotenoide intermediário O ABA é sintetizado em quase todas as células que contêm cloroplastos ou amiloplastos e tem sido detectado em todos os órgãos e tecidos importantes. O ABA é um terpenoide de 15 carbonos, ou sesquiterpenoide, sintetizado em plantas por uma rota indireta via carotenoides intermediários de 40 carbonos (Figura 15.23). As etapas iniciais dessa rota ocorrem nos plastídios. A clivagem do carotenoide pela enzima NCED (9-cis-epoxicarotenoide dioxigenase) é uma etapa altamente regulada na síntese do ABA. Essa etapa é limitante da taxa e produz a molécula precursora xantoxina de 15 carbonos, que subsequentemente se move para o citosol, onde uma série de reações oxidativas converte xantoxina em ABA. A seguir, uma oxidação por ABA-8"-hidroxilases leva à Promove a síntese do etileno: Amadurecimento de frutos Senescência de flores AIA aosr Lesão Promove a Dano por resfriamento síntese do E Estresse pela seca etileno: HC — NH3 u E Inundação Amadurecimento CH, Inibe a Inibe a síntese CH, síntese do do etileno: etileno: Co? + NH AdoMet- CH3—5 + AAO

Anaerobiose 3 -sintetase AVG Temperatura | dio > 35ºC CH;—S— CH, — CH) — CH— COO” fo Metionina (Met) EP) +) 7— Adenina O O) HH S-adenosilmetionina HC NHs* ACCssintase pa ACC-oxidase >» HC = CH, H >€ coo” 120, Co : CICLO DE YANG HS = 045 2 e Etileno o Ácido 1-aminociclopropano- HCN Adenina -1-carboxílico (ACC) & H,0 oo Malonil-CoA HH

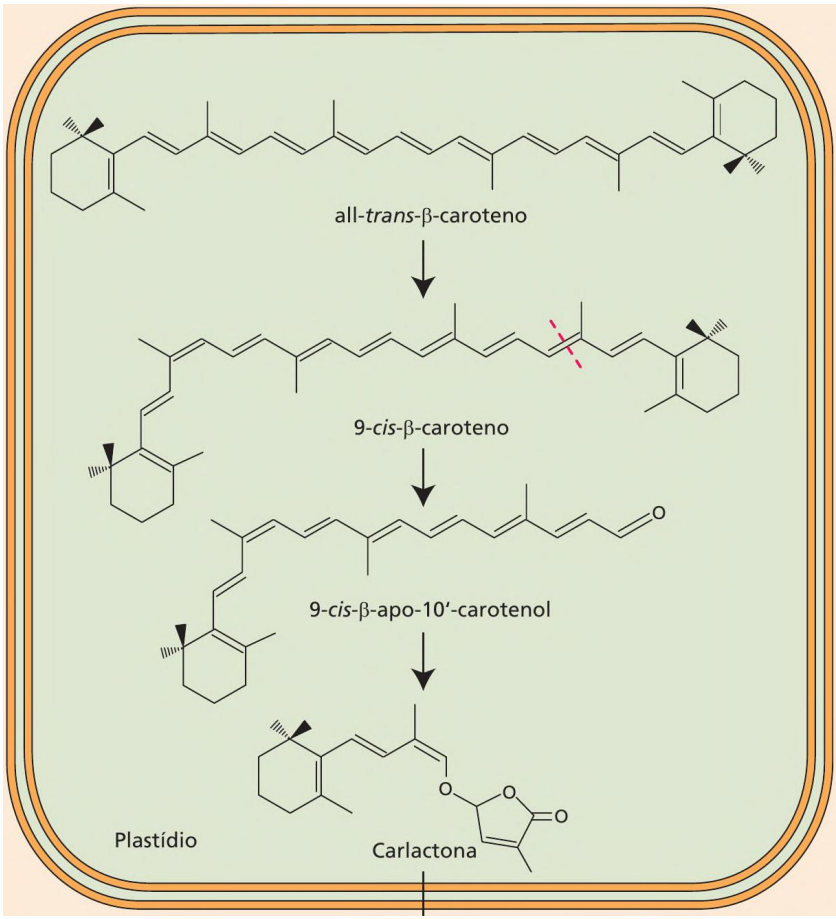
Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal 427 Piruvato Gliceraldeído-3P PLASTÍDIO ps, Isopentenildifosfato (IPP) Reação induzida pelo estresse trans-neoxantina NCED (9-cis-epoxicarotenoide dioxigenase) CITOPLASMA Xantoxina (C45) V Sa Sa “Non ——— “WoH o cHO o cooH ABA-aldeído (C15) Ácido abscísico (C15) (ABA) Figura 15.23 Diagrama simplificado da rota de biossíntese do tenoide dioxigenase) para formar o inibidor C,s, xantoxina. Após, a ABA via rota dos terpenoides. Os estágios iniciais ocorrem nos plas-. xantoxina é convertida em ABA no citosol. Mutantes deficientes em tídios, onde o isopentenildifosfato (IPP) é convertido na xantofila ABA, que têm sido úteis na elucidação da rota, estão apresentados zeaxantina (C,o). Posteriormente, a zeaxantina é modificada para no Apêndice 3 na internet. 9-cis-neoxantina, que é clivada pela enzima NCED (9-cis-epoxicaro



inativação do ABA. O ABA também pode ser inativado por conjugação, mas esse processo é reversível. Ambos os tipos de inativação são fortemente regulados. As concentrações de ABA podem flutuar drasticamente em tecidos específicos durante o desenvolvimento ou em resposta a mudanças nas condições ambientais. Nas sementes em desenvolvimento, por exemplo, os níveis de ABA podem aumentar 100 vezes em poucos dias, chegando a quantidades micromolares, e depois decair a níveis muito baixos à medida que a maturação prossegue (ver Capítulo 21). Sob condições de estresse hídrico (i.e., estresse por desidratação), o ABA nas folhas pode aumentar 50 vezes em 4 a 8 horas (ver Capítulo 24). Rota tardia de oxidação no C-6 Ê Campesterol Campestanol | 6-deoxocatasterona | 6-deoxoteasterona Figura 15.24 Rotas simplificadas da biossíntese e do catabolismo dos brassinosteroides. Um dos precursores da biossíntese dos brassinosteroides é o campesterol. (Em ramos diferentes da rota, colesterol e sitosterol também podem servir como precursores.) As setas pretas representam a sequência de eventos biossintéticos; as setas contínuas indicam reações únicas, e as setas tracejadas representam reações múltiplas. Conforme mostrado, castasterona, o precursor imediato do brassinolídeo, pode ser sintetizada a partir de duas rotas paralelas: a rota precoce e a rota tardia de oxidação no C-6 (mais detalhes podem ser encontrados no Apêndice 3 na internet). As rotas precoce e tardia podem ser ligadas em diversos pontos, criando uma rede biossintética. O catabolismo do brassinolídeo está indicado por uma seta vermelha. Castasterona Brassinolídeo Brassinosteroide mais ativo Os brassinosteroides são derivados do esterol campesterol Os brassinosteroides são sintetizados do campesterol, um esterol vegetal, que é estruturalmente similar ao colesterol. Os membros da família enzimática citocromo P450-monoxigenase (CYP), que são associados ao RE, catalisam a maioria das reações na rota biossintética de brassinosteroides (Figura 15.24). Os níveis de brassinosteroides bioativos também são modulados por diversas reações de inativação ou catabólicas, incluindo epimerização, oxidação, hidroxilação, sulfonação e conjugação à glicose ou aos lipídeos. No entanto, até agora foram identificadas somente poucas enzimas responsáveis pelo catabolismo ou pela inativação de

brassinosteroides. Rota precoce de oxidação no C-6 Brassinosteroide ativo H 6-oxocampestanol Catasterona Teasterona Ea . .e . . .. . es x HOz. Reação Ny catabólica HO 26-hidroxibrassinolídeo, brassinosteroide inativo

Os níveis de brassinosteroides ativos também são regulados por mecanismos de retroalimentação negativa dependente de brassinosteroide, em que as concentrações de hormônio acima de um certo limiar provocam um decréscimo em sua biossíntese. Essa atenuação é realizada pela regulação para baixo de genes da biossíntese de brassinosteroides e pela regulação para cima de genes envolvidos no catabolismo de brassinosteroides. Desse modo, os mutantes prejudicados em sua capacidade de responder ao brassinolídeo acumulam níveis altos dos brassinosteroides ativos, em comparação com as plantas do tipo selvagem. As estrigolactonas são sintetizadas a partir do p-caroteno Como o ABA, as estrigolactonas são derivadas de precursores carotenoides nos plastídios, em uma rota que é conservada para a síntese da carlactona intermediária. Além desse limite plastidial, a biossíntese de estrigolactonas diverge de uma maneira espécie-específica (Figura 15.25). Essa divergência é atribuída à diversidade funcional de isoformas do citocromo P450 (MAX1), que atuam sobre a carlactona. A rota de sinalização das estrigolactonas será discutida no Capítulo 19. Plastídio Citosol Figura 15.25 Rota biossintética de estrigolactona e proteínas de sinalização. All-trans -B-caroteno é isomerizado a 9-cis-B-caroteno por uma B-caroteno isomerase. Pela ação de dioxigenases de clivagem de carotenoides, 9-cis-B-caroteno é clivado (na linha vermelha tracejada), sendo produzida carlactona. Os estágios finais da síntese de estrigolactona e sinalização ocorrem no citosol. 429 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal Transmissão de sinal e comunicação célula a célula A sinalização hormonal costuma envolver a transmissão do hormônio de seu sítio de síntese para seu sítio de ação. Em geral, os hormônios transportados aos sítios de ação em tecidos distantes de seu sítio de síntese são referidos como hormônios endócrinos, enquanto aqueles que atuam em células adjacentes à fonte de síntese são referidos como hormônios parácrinos (Figura 15.26). Os hormônios também podem funcionar nas mesmas células em que são sintetizados, sendo referidos como efetores autócrinos. A maioria dos hormônios vegetais tem atividades parácrinas, pois as plantas carecem dos sistemas circulatórios de SS o O, (0) Carlactona Citocromo P450 (MAX1) o. Sour (o) 5-desoxistrigol o Outras estrigolactonas


all-*trans*-β-caroteno
9-*cis*-β-caroteno
9-*cis*-β-apo-10'-carotenol
O
O
O
O
Plastídio
Carlactona

430 Unidade ll » e Autócrina O Se Sad rá a va Receptor Crescimento e Desenvolvimento Célula — 1 Membrana plasmática Figura 15.26 Sinalização autócrina versus parácrina. Os sinais autócrinos ligam-se a receptores na mesma célula em que são sintetizados. Os sinais parácrinos, ao contrário, ligam-se a receptores em células localizadas a uma pequena distância do sítio de síntese. A sinalização que envolve o transporte por distâncias maiores é denominada sinalização endócrina. movimento rápido encontrados em animais e associados com hormônios endócrinos clássicos. Contudo, o transporte hormonal, mais lento, por longa distância via sistema vascular é uma característica comum em plantas, a despeito da ausência de glândulas secretoras de hormônios como as dos sistemas endócrinos animais. Por exemplo, o transporte polar de auxina via absorção celular altamente regulada e mecanismos de efluxo é essencial para o papel da auxina no estabelecimento e na manutenção do crescimento vegetal polar e organogênese. Os mecanismos celulares que controlam o transporte polar de auxina serão descritos no Capítulo 17. Os hormônios lipofílicos como o ABA e as estrigolactonas podem se difundir através de membranas, mas, em alguns tecidos, são transportados ativamente através de membranas por transportadores de cassetes de ligação ao ATP da subfamília G (ABCG, ATP binding casette subfamily G). Recentemente foi demonstrado o transporte polarizado de estrigolactona para fora do ápice da raiz por uma proteína ABCG. As citocininas podem mover-se por longas distâncias nas correntes transpiratórias do xilema; recentemente demonstrou-se que elas são transportadas de maneira ativa (A) para o sistema vascular na raiz. Auxinas e citocininas também podem se mover com did fluxos de fonte-dreno no floema. Pesquisas recentes sugerem que os níveis de GA nos tecidos da raiz são controlados por um Figura 15.27 Sinalização elétrica na dioneia Pa (Dionaea muscipula). (A) Ilustração de folha captora com pontas semelhantes a agulhas e pelos de disparo sensíveis ao contato. (B) Potencial de Lobo ação em resposta a dois ou mais contatos com um único pelo de disparo. A estimulação dos pelos de disparo por uma presa ativa canais iô- lia nicos mecanossensíveis. Isso leva à indução de potenciais de ação, fazendo os lobos foliares se fecharem e secretarem enzimas digestivas. (B de Escalante-Pérez et al., 2011.) mecanismo de transporte ativo, resultando na acumulação desse

hormônio de crescimento nas células endodérmicas em expansão que controlam o alongamento da raiz. Como um composto gasoso, o etileno é mais solúvel em bicamadas lipídicas do que na fase aquosa e pode passar livremente pela membrana plasmática. Por outro lado, seu precursor, ACC, é hidrossolúvel e considera-se que seja transportado via xilema para os tecidos da parte aérea. Atualmente, não se sabe se os brassinosteroides têm atividade endócrina ou parácrina. Os brassinosteroides não parecem passar por translocação da raiz para a parte aérea e da parte aérea para a raiz, visto que experimentos com ervilha e tomateiro indicam que a enxertia recíproca de cavalo/enxerto do tipo selvagem para mutantes deficientes de brassinosteroides não resgata o fenótipo do último. Em vez disso, os componentes da rota de biossíntese e sinalização de brassinosteroides são expressos por toda a planta, em especial em tecidos jovens em crescimento. Embora careçam de sistemas nervosos, como os presentes nos animais, as plantas empregam sinalização elétrica de longa distância para a comunicação entre partes distantes de seu corpo. O tipo mais comum de sinalização elétrica em plantas é o potencial de ação, a despolarização transitória da membrana plasmática de uma célula gerada por canais iônicos com portões controlados por voltagem (ver Capítulo 6). Foi demonstrado na sensitiva (M. pudica) que os potenciais de ação medeiam o fechamento dos folíolos induzido pelo contato, bem como o fechamento rápido (-0,1 s) da dioneia, que ocorre quando um inseto toca nos pelos sensíveis nos lados superiores dos lobos foliares (do tipo armadilha; Figura 15.27A). Para que a resposta seja ativada, dois pelos devem ser tocados em um intervalo de 20 segundos ou um pelo deve ser tocado duas vezes em sucessão rápida. Já que cada deslocamento evoca um potencial de ação (Figura 15.27B), a folha deve ter um mecanismo de contagem dos potenciais de ação. (B) Voltagem de membrana (mV) Tempo (s)

Nos últimos anos, tem sido demonstrado que a sinalização elétrica facilita a comunicação rápida entre partes distantes de plantas em resposta a diversos tipos de estresse. Isso indica que a sinalização elétrica é uma característica fisiológica vegetal. Conforme será discutido no Capítulo 23, os sinais elétricos podem ser propagados por toda a planta pelo sistema vascular em resposta ao dano causado pela mastigação de insetos. No entanto, diferentemente dos sistemas nervosos de animais, as plantas carecem de sinapses que transmitem sinais elétricos de um neurônio para outro via secreção de neurotransmissores. O mecanismo da transmissão muito mais lenta de sinais elétricos ao longo dos sistemas vasculares das plantas ainda é pouco compreendido. Rotas de sinalização hormonal Os sítios de ação de hormônios são células com receptores específicos que podem ligar os hormônios e iniciar uma cascata de transdução de sinal. As plantas empregam muitos receptores quinases e quinases de transdução de sinal (A) Sistema procariótico de dois componentes a Domínio E de entrada Proteína sensora (histidina S quinase) Domínio transmissor - O grupo fosfato é transferido do domínio transmissor da proteína sensora para o domínio [d de recepção do regulador Domínio de de resposta. recepção Proteína reguladora = de resposta Domínio de saída A | Resposta (expressão gênica) Figura 15.28 Sistemas de sinalização de dois componentes de bactérias e plantas. (A) O sistema bacteriano de dois componentes, consistindo em uma proteína sensora e uma proteína reguladora de resposta, é encontrado somente nos procariotos. (B) Uma versão derivada do sistema de dois componentes, com múltiplas etapas e envolvendo uma proteína intermediária de transferência de fósforo, é encontrada nos procariotos e nos eucariotos. A proteína receptora vegetal de dois componentes inclui um domínio receptor fusionado ao domínio transmissor. Uma proteína histidina transfere fosfatos do domínio de recepção do receptor para o domínio de recepção do regulador de resposta. H, resíduo de histidina; D, resíduo de aspartato. 431 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal para realizar as respostas fisiológicas de células-alvo de hormônios. Nas seções seguintes, serão examinados os tipos de receptores e as rotas de transdução de sinal associados a cada um dos principais hormônios vegetais. As rotas de transdução de sinal de etileno e de citocinina são derivadas dos sistemas reguladores bacterianos de dois componentes Em

bactérias, os sistemas reguladores de dois componentes são importantes sistemas de sinalização que medeiam uma ampla gama de respostas aos estímulos ambientais. Os dois componentes desse sistema de sinalização consistem em uma proteína sensora histidina quinase ligada à membrana e uma proteína solúvel reguladora de resposta (Figura 15.284). As proteínas sensoras recebem o sinal de entrada, sofrem autofosforilação sobre um resíduo de histidina e passam o sinal aos reguladores de resposta mediante transferência do grupo fosforil a um resíduo de aspartato conservado sobre o regulador de resposta. A seguir, os reguladores de resposta ativa(B) Versão do sistema procariótico de dois componentes com múltiplas etapas a (Domínio de entrada Sensor híbrido nd de histidina quinase (p. ex. receptores < Domínio de citocinina transmissor O fosfato é CRE1, AHK2 e transferido para o AHK3) X domínio de recepção do receptor. Domínio de recepção E (B Ne, a O fosfato é transferido para a proteína Hpt. Proteína histidina de transferência de fosfatos (Hpt) Domínio (p. ex., AHP1 na Hpt rota da citocinina) Dios Eim 6 transferido para o domínio de recepção de um regulador de resposta. sã Domínio de (P recepção . Reguladores de Rs resposta (fatores E de transcrição; ARRs do tipo B) Domínio de saída Resposta (expressão gênica)

 1. O receptor de citocinina CRE1 provavelmente Crescimento e Desenvolvimento funciona como um dímero. A citocinina liga-se ao domínio CHASE, que reside no lume do RE ou extracelularmente. Duas outras quinases sensoras híbridas (AHK2 e AHK3) também podem atuar como receptores de citocinina em Arabidopsis. 2. A ligação da citocinina a esses receptores ativa sua histidina quinase. O fosfato é transferido a um resíduo de aspartato (D) nos domínios de recepção fusionados. 3. O fosfato é, então, transferido para uma histidina conservada presente em uma proteína AHP. 4. As proteínas AHP transferem o fosfato para um resíduo de aspartato localizado dentro do domínio de recepção dos ARRs do tipo A e do tipo B. 5. A fosforilação do ARR do tipo B ativa o domínio de saída, para induzir a transcrição dos genes que codificam ARRs do tipo A. Retículo endoplasmático Citosol Núcleo Fosforilação E) scr meme pelo proteassomo 265 8. Os ARRs do tipo B são ubiquitinados por ubiquitina ligase do complexo SC FKMD pelo proteassomo 265. e degradados Citocinina — Domínio CHASE 5 q NHs* H Domínio de histidina quinase Domínio de recepção | | N COOoH 4 Domínio de Domínio de recepção saída pias do tipo B a sai Transcrição dos ARRs do tipo A Inativada por degradação pela citocinina oxidase e por glicosilação >CRE1, AHK2, AHK3 9. Os pseudo-HPs carecem do sítio His de fosforilação e regulam negativamente a rota. 6. Os ARRs do tipo A provavelmente também sejam fosforilados pelas proteínas AHP. Eles são encontrados no núcleo e no citoplasma (não mostrado). ARR do tipo A 7. Os ARRs do tipo A fosforilados retroalimentam para regular negativamente a sinalização da citocinina, tamponando, assim, as respostas a ela. Os níveis de resposta dos ARRs do tipo A à citocinina crescem como resultado do aumento da transcrição e da estabilidade proteica. mRNA EE » Respostas à citocinina Figura 15.29 Modelo para a rota de transdução de sinal da citocinina. A citocinina liga-se ao receptor CRE1 dimerizado localizado no retículo endoplasmático, o qual inicia a cascata de fosforilação que leva à resposta da citocinina. KMDs, proteínas KISS ME DEADLY; AHP, proteína histidina de transferência de fosfatos em Arabidopsis; ARR, regulador de resposta em Arabidopsis; pseudo-HP, inibe a sinalização da citocinina por competição com AHP1-5 de transferência de fosfatos. 10. Os diversos genes cujos níveis dos transcritos são alterados pelos ARRs do tipo B, bem como seus alvos

a jusante, medeiam a resposta da célula à citocinina.

dos por fosforilação, muitos dos quais atuam como fatores de transcrição, executam a resposta celular. As proteínas sensoras têm dois domínios: um domínio de entrada (input domain), que recebe o sinal ambiental, e um domínio transmissor, que transmite o sinal para o regulador de resposta. As proteínas reguladoras de resposta também possuem dois domínios: um domínio receptor, que recebe o sinal do domínio transmissor da proteína sensora, e um domínio de saída (output domain), que medeia a resposta. Nas rotas de transcrição de sinal ativadas pelos hormônios vegetais citocinina e etileno, são encontradas modificações desse sistema bacteriano simples de dois componentes. A sinalização da citocinina é mediada por um sistema de transmissão de fosforilação que consiste em um receptor de citocinina transmembrana, uma proteína de transferência de fosfato e um regulador de resposta nuclear (Figura 15.28B). Os receptores de citocinina, designados CREI, AHK2 e AHKS, estão relacionados na sequência de aminoácidos às histidinas quinase em sistemas de dois componentes. No entanto, esses receptores de citocinina são descritos como histidinas quinase de sensor híbrido, pois eles contêm domínios de entrada do sensor bacteriano e de histidinas quinase (transmissor), assim como o domínio receptor de uma proteína reguladora de resposta bacteriana. Assumiu-se originalmente que os receptores de citocinina estavam localizados na membrana plasmática, o que é refletido no nome do domínio de ligação ao ligante, CYCLASE HISTIDINE KINASE ASSOCIATED SENSORY EXTRACELLULAR (CHASE). Contudo, a maioria dos receptores de citocinina de Arabidopsis e do milho, na verdade, reside no RE. A ligação da citocinina ao domínio CHASE de seu receptor desencadeia a autofosforilação de um resíduo de histidina no domínio transmissor, seguida pela transferência do mesmo fosfato para o resíduo de aspartato no domínio receptor (Figura 15.29). Após, o fosfato é transferido para as proteínas ARABIDOPSIS HISTIDINE PHOSPHOTRANSFER (AHP). As AHPs recém-fosforiladas funcionam como intermediários de sinalização que transmitem sinais de citocinina percebidos na membrana para os reguladores de resposta de localização nuclear (denominados ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR ou ARR), mediante transferência do grupo fosfato para um aspartato no domínio receptor do ARR (ver Figura 15.29). Essa fosforilação dos ARRs altera sua atividade, que realiza a

resposta celular. Os reguladores de resposta ARR são codificados por famílias multigênicas. Eles são colocados em duas classes básicas: os genes ARR do tipo A, cujos produtos são constituídos unicamente de um domínio de recepção, e os genes ARR do tipo B, que também incluem um domínio de saída contendo sítios de ativação da transcrição de ligação ao DNA (ver Figura 15.29). Os ARRs do tipo A regulam negativamente a sinalização da citocinina por interação com outras proteínas de uma maneira dependente do estado de fosforilação do ARR do tipo A. Os ARRs do tipo 433 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal B são ativados por fosforilação, o que os capacita a regular a transcrição de um conjunto de genes-alvo, incluindo aqueles que codificam os ARRs do tipo A, que originam as mudanças celulares envolvidas na resposta à citocinina. A família de proteínas F-box denominadas proteínas KISS ME DEADLY (KMD) regula negativamente a resposta à citocinina, mediante destinação das proteínas ARR do tipo B para degradação via complexo ubiquitina E3 ligase, (6 A Os receptores de etileno são codificados por uma família multigênica (em Arabidopsis, ETR1, ETR2, ERS1, ERS2 e EIN4) que também é relacionada evolutivamente a histidinas quinase bacterianas de dois componentes. No entanto, apenas dois dos receptores de etileno em Arabidopsis (ETR1 e ERS1) têm atividade intrínseca de histidina quinase, e sua atividade não mostra desempenhar um papel essencial na sinalização. Ao contrário da sinalização da citocinina, a rota de sinalização do etileno, portanto, não envolve um sistema de transmissão de fosforilação. Os receptores de etileno estão localizados na membrana do RE e interagem com duas proteínas de sinalização a jusante, CTR1 (CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE) e EIN2 (ETHYLENE-INSENSITIVE?) (Figura 15.30). A CTR1 é uma serina/treonina quinase solúvel que está sempre associada fisicamente a receptores de etileno. A EIN2 é uma proteína de RE com um domínio C-terminal citosólico que é um alvo para a atividade da CTR1-quinase. Ela é necessária para estabilizar os fatores de transcrição da família EINS (ETHYLENE-INSENSITIVES), que ativam a transcrição dos genes de resposta ao etileno. Os receptores de etileno funcionam como reguladores negativos que reprimem ativamente a resposta ao hormônio na ausência dele. Na ausência do etileno (quando os receptores são ativados), os receptores de etileno ativam a CTR1-quinase, que então fosforila diretamente e, desse modo, inativa a EIN2 (ver Figura 15.30).

Portanto, a CTR1 ativa também é um regulador negativo da rota de resposta ao etileno. Quando o etileno se liga ao domínio transmembrana N-terminal de seus receptores, estes são inativados e a CTRI1 é “desligada”. Isso leva à desfosforilação de EIN2 por uma fosfatase ainda não identificada e à subsequente clivagem proteolítica de seu C-terminus citosólico por uma protease não identificada. A interação de CTR1 com EIN2 e proteínas similares ao etileno também regula a estabilidade do receptor, para garantir que os mecanismos de resposta possam reiniciar rapidamente. O domínio C“terminal de EIN2 liberado, então, migra para o núcleo, onde ativa EIN3, de maneira direta ou indireta. A família EIN3 de fatores de transcrição ativada regula a transcrição da maioria dos genes que são rapidamente induzidos pelo etileno, incluindo o fator de transcrição ERF1 (ETHYLENE RESPONSE FACTOR; ver Figura 15.30). A ativação de EINS e ERFSs serve para alterar a expressão de um grande número de genes, para realizar as numerosas mudanças no funcionamento de células vegetais em resposta ao etileno.

434 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento 1. Na ausência de etileno, os receptores desse hormônio, como ETR1, ativam CTR1, uma serina/ treonina quinase. CH, ausente EIN2 2. CTR1 fosforila E aé E E) 3. A fosforilação de EIN2 de EIN2 Cc inibe a clivagem proteolítica; o domínio C-terminal não migra para o núcleo. Citoplasma 4. Os fatores de transcrição EIN3 são EIN ubiguitinados e degradados pelo , proteassomo 265. Não são ativadas respostas ao etileno. Proteassomo 265 Figura 15.30 Modelo de sinalização do etileno em Arabidopsis. O etileno liga-se ao receptor ETR1, que é uma proteína integral de membrana do retículo endoplasmático. Múltiplas isoformas dos receptores de etileno podem estar presentes em uma célula. Para facilitar a compreensão, somente o ETR1 está indicado. O receptor é um dímero unido por pontes dissulfeto. O etileno liga-se dentro do domínio transmembrana, por meio de um cofator de cobre, que está reunido nos receptores de etileno. (De Ju et al., 2012.) Os receptores do tipo quinase medeiam as rotas de sinalização de certas auxinas e de brassinosteroides A maior classe de receptores quinases vegetais consiste em RLKs. Muitas RLKs localizam-se na membrana plasmática, como proteínas transmembrana que abrigam domínios extracelulares de ligação ao ligante e domínios quinases citoplasmáticos, que transmitem informação ao interior da célula via fosforilação de resíduos de serina ou treonina de proteínas-alvo. Foi demonstrado que algumas RLKSs fosforilam também resíduos de tirosina. Os ligantes de várias RLKs têm sido identificados e incluem sinais químicos produzidos por interações bióticas e hormônios vegetais endógenos, como brassinosteroides, auxina e hormônios peptídicos. A rota de sinalização de brassinosteroides mediada por RLKs combina estratégias de amplificação de sinal e 5. Na presença de etileno, a sinalização de ETR1 é , reprimida e CTR1 é inativa. Etileno Õ Õ CH, presente 5) 2Hg Retículo EIN2 endoplasmático 6. O C-terminus de EIN2 não fosforilado é clivado por uma protease e se move para o núcleo. 7. No núcleo, o C-terminus de EIN2 inibe a ubiquitinação e a reciclagem (turnover) de EIN3 pelo proteassomo 265. (inativa) cascata transcricional por ativação da Núcleo expressão de genes de resposta ao etileno, incluindo o gene que codifica o fator de transcrição ERF1, levando às respostas ao etileno. EIN3 | —— Proteassomo 265 N ERF1 y Genes de resposta ao etileno inativação de repressor, visando transduzir um sinal de

hormônio brassinosteroide extracelular em uma resposta transcricional. Em suma, a ligação do brassinolídeo ao receptor quinase do brassinosteroide BRASSINOSTEROID-INSENSITIVEI (BRII) na membrana plasmática desencadeia uma cascata de fosforilação que provoca a inativação da proteína repressora BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE? (BIN2). Isso resulta na inativação dos fatores de transcrição BRII1-EMS SUPPRESSORI (BES1) e BRASSINAZOLE-RESISTANTA (BZR1) e na subsequente expressão gênica (Figura 15.31). O receptor BRII pertence à subfamília de RLKs rica em repetições de leucina (LRR, leucine rich repeat) e contém um domínio N-terminal extracelular que liga brassinolídeo, um domínio transmembrana único, e um domínio quinase citoplasmático com especificidade para resíduos de tirosina, serina ou treonina (ver Figura 15.31). Após ligação ao brassinolídeo, homodímeros de BRI1 são ativados e hetero-oligomerizam com BRI1-ASSOCIATED RECEPTOR KINASEI (BAK1) de RLK (ver Figura 15.31);

BAK1 BRI1 BRI1 1. Na ausência de BRs, BRI1 e BAK1 podem formar homodímeros inativos. A atividade de BRI1 é Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal 435 | 3.A ligação de BR ao | receptor induz a fosforilação de BRI1 e promove a heterodimerização de BRI1-BAK1, reunindo seus domínios citoplasmáticos para interação, transfosforilação e ativação. Parede celular 5. O complexo receptor ativado ea fosforila quinases de sinalização de BR (BSKS). Apoplasto inibida por sua cauda terminal nos atitação do ia : carboxila e pelo inibidor da Endossomo Enio SRI E pistas quinase, BKI1. inicial fosforilado e dissocia-se BSK ativam E da membrana plasmática. a BSU12. BKI1 é inativo. Um subconjunto de -fosfatase. BRI1 e BAK1 também hmeheto 14-3-3s pode auxiliar passam por endocitose sua dissociação. e reciclagem. retidas no citoplasma B ou exportadas do núcleo pelas proteínas 14-3-3. Núcleo Citosol e é 11. As proteínas ao DNA. BES1/BZR1 fosforiladas têm vida curta e são degradadas no proteassomo. E - —— E-box/ BRRE = = =. Figura 15.31 Rota de transdução de sinal de brassinosteroide (BR). O receptor BRI1 está localizado na membrana plasmática (MP). A região extracelular consiste em um trecho espiralado de sequências de repetições ricas em leucina (LRRs) contendo um domínio insular (ID), que funciona como parte do sítio de ligação ao brassinolídeo (BL). A porção intracelular contém um domínio quinase (KD) e a cauda C-terminal (CT). A percepção do sinal ocorre na superfície celular e resulta em mudanças na expressão gênica regulada por BR. BRRE, elemento de resposta ao brassinosteroide (brassinosteroid response element). (De Jiang et al., 2013.) 10. As proteínas 9. Na ausência BES1/BZR1 de BRs, a BIN2 fosforiladas são fosforilada fosforila ES1/BZR1. 12. As proteínas O) BES1/BZR1 não podem se ligar Transcrição ! Expressão gênica 14. BES1 e BZR1 formam heterodímeros com diferentes fatores de transcrição e se ligam a sequências F-box para ativar genes. 7. A BSU1 ativada desfosforila a BIN2-quinase. 8. A BIN2 desfosforilada é degradada pelo Estero proteossômico. 13. Na presença de BRs, as proteínas BES1 e BZR1 desfosforiladas associam-se entre si ou com outros fatores de transcrição e se ligam ao DNA. Repressão de genes (p. ex., genes da biossíntese de BR) 15. BZR1 pode ligar-se a uma sequência promotora diferente para reprimir genes.

 RLKs passam por autofosforilação e transfosforilação durante a ativação. Antes da ligação ao brassinolídeo, BRIT interage com BRI1-KINASE INHIBITOR (BKI1), que impede a associação com BAK1. Após a ativação de BRII, BKIM é liberado da membrana plasmática, BR e BAK1 dimerizam, e BRII fosforila e ativa dois receptores do tipo quinases citoplasmáticas ancorados na membrana plasmática (RLCKs, de receptor-like cytoplasmic kinases): BR-SIGNALING KINASE1 (BSK1) e CONSTITUTIVE DIFFERENTIAL GROWTHI1 (CDG1). A seguir, BSK1 e CDG1 ativadas fosforilam e ativam o BRI1 SUPPRESSOR1 (BSU1) de serina/treonina fosfatase. Este, por sua vez, inativa a proteína repressora BIN2. BIN2 é uma proteína serina/treonina quinase que, na ausência de brassinolídeo e por fosforilação, regula negativamente os fatores de transcrição BES1 e BZR1 estreitamente relacionados. A fosforilação de BES1/BZR1 por BIN2 possui pelo menos dois papéis reguladores. Primeiro, a fosforilação dos fatores de transcrição mediada por BIN2 impede-os de passar para o núcleo e causa sua retenção no citosol. Segundo, a fosforilação impede que BES1/BZR1 se ligue aos promotores-alvo, bloqueando, portanto, sua atividade como reguladores transcricionais. Na presença de brassinolídeo, a BSU1-fosfatase ativada desfosforila BIN2 e promove sua degradação pelo sistema proteassomo 265, bloqueando, assim, sua atividade (ver etapas 6 e 7 na Figura 15.31). BES1 e BZRI são, então, desfosforilados pela PROTEIN PHOSPHATASEZA (PP2A), e as formas ativas de BES1 e BZR1 movem-se para o núcleo, onde regulam a expressão dos genes de resposta ao brassinolídeo (ver Figura 15.31). Além da sinalização de brassinosteroides, um sistema RLK também funciona como um receptor de auxina extracelular que regula o caráter lobado das células epidérmicas fundamentais (ver Capítulo 14) nos cotilédones de Arabidopsis. A ligação da auxina à AUXIN BINDING PROTEIN1 (ABP1) resulta na interação com a TRANSMEMBRANE KINASEI (TMK1), que ativa ROP-quinases. ROPs e proteínas RIC associadas regulam o tráfego subcelular de proteínas de membrana, que incluem os transportadores de efluxo de auxina PINFORMED (PIN), reguladores do crescimento polar (ver Capítulos 17, 19 e 21). Os componentes da sinalização central do ácido abscísico incluem fosfatases e quinases Além das proteínas quinase, as proteínas fosfatase (enzimas que removem grupos fosfato de proteínas)

desempenham papéis importantes nas rotas de transdução de sinal. Um exemplo bem descrito é a rota de transcrição de sinal do hormônio ABA, a qual é dependente de PYR/ PYL/RCAR. Os membros da superfamília de proteínas PYR/PYL/RCAR do domínio START (STEROIDOGENIC ACUTE REGULATORY PROTEIN-RELATED LIPID-TRANSFER), que contém uma prevista bolsa hidrofóbica de ligação ao ligante, constituem a etapa inicial da rota central de transdução de sinal do ABA. Em Arabidopsis, foram identificados 14 membros dessa superfamília. Sua nomenclatura reflete suas descobertas: PYRABACTIN RESISTANCEI1 (PYR1), que mostra resistência ao composto sintético de sulfonamida chamado pirabactina, que mimetiza a ação do ABA; PYRI-LIKE (PYL) e REGULATORY COMPONENTS OF ABA RECEPTORS (RCARs). A superfamília de proteínas PYR/PYL/RCAR é conservada nas plantas, desde as eudicotiledôneas até os musgos; as proteínas estão localizadas tanto no citosol quanto no núcleo. Elas interagem com PP2C-fosfatases de uma maneira dependente do ABA para regular a atividade a jusante de proteínas serinas/treoninas quinase da família Sucrose non-Fermenting Related Kinase2 (SnRK2). Na ausência de ABA, essas PP2Cs ligam-se a C-termini de SnRK2s e bloqueiam a atividade da SnRK2-quinase, removendo grupos fosfato de uma região dentro do domínio quinase denominada alça de ativação (Figura 15.324). Uma vez que o mesmo domínio de PP2Cs interage com o receptor ou a quinase, essas interações são mutuamente exclusivas para isoformas individuais de PP2C. A ligação ao ABA muda a conformação dos receptores PYR/PYL/ RCAR para permitir ou intensificar a interação com PP2C e, assim, reprimir a atividade da PP2C-fosfatase. Isso libera de inibição as SnRK2-quinases. As proteínas SnRK2, então, ficam livres para fosforilar muitas proteínas-alvo, incluindo os canais iônicos que regulam a abertura estomática e os fatores de transcrição que ligam os elementos de resposta ao ABA aos promotores gênicos para ativar a expressão gênica responsiva ao ABA (Figura 15.32B). Por isso, a transdução de sinal do ABA é baseada na inversão do balanço entre as atividades da proteína PP2C-fosfatase e da SnRK2-quinase. Como tem sido descrito para os receptores de auxina, as diferenças na expressão dos receptores e PP2Cs, e suas afinidades por ABA e mutuamente, permitem respostas variadas a uma ampla gama de concentrações de ABA em tipos celulares diferentes. Essas mesmas PP2Cs interagem com outras proteínas envolvidas em

respostas celulares ao ABA, incluindo outras proteínas quinase, proteínas sensoras de Ca”, fatores de transcrição e canais iônicos, presumivelmente regulando sua atividade mediante desfosforilação de resíduos específicos de serina ou treonina. A rota de sinalização dependente de PYR/PYL/RCAR exerce um papel importante no fechamento estomático em resposta ao ABA, que será discutido no Capítulo 24. As rotas de sinalização dos hormônios vegetais geralmente empregam regulação negativa Fundamentalmente, a maioria das rotas de transdução de sinal provoca uma resposta biológica, por indução de mudanças na expressão de genes-alvo selecionados. A maior parte das rotas de transdução de sinal em animais induz uma resposta por meio da ativação de uma cascata de reguladores positivos. Ao contrário, a maioria das rotas de transdução em vegetais induz uma resposta por inativação de proteínas repressoras. Por exemplo, a ligação do etileno ao ETRI resulta na dissociação do repressor CTR1 e na ativação do fator de transcrição EINS (ver Figura 15.30). De ma

(A) ABA ausente Receptor de ABA Domínio quinase Alça de ativação SnRK2 desfosforilada (inativa) Fatores de transcrição Outros AREB e ABFs substratos ABA-responsivos de SnRK2 Na ausência do ABA, a proteína fosfatase PP2C mantém a proteína quinase SnRK2 desfosforilada e, portanto, inativada. 437 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal — ABA Figura 15.32 Asinalização do ácido abscísico (ABA) envolve atividades de quinases e fosfatases. (A) Na ausência do ABA, a proteína fosfatase PP2C desfosforila e inativa a SnRK2-quinase. (B) Na presença do ABA, PYR/PYL/RCAR — proteína receptora desse ácido — interage com PP2C, bloqueando a ação da fosfatase e liberando SnRK2 da regulação negativa. A SnRK2 ativada fosforila fatores de transcrição ABA-responsivos (bZIP) e outros substratos desconhecidos, para induzir uma resposta ao ABA. SnRkK2, proteína quinase 2 relacionada a SNF1; PP2C, proteína fosfatase 2C; AREB, proteína de ligação ao elemento ABA-responsivo; ABF, fator de ligação ao elemento ABA-responsivo. (B) ABA presente SnRkK2 fosforilada (ativa) | Outras respostas Expressão gênica Quando o ABA está presente, seu receptor impede a desfosforilação de SnRK2 pela PP2C. A SnRK2 fosforilada (ativa) fosforila substratos a jusante, induzindo, assim, respostas ao ABA. neira semelhante, a ligação de brassinosteroides ao receptor quinase BRIÍ causa a inativação da proteína repressora BIN2, resultando na ativação dos fatores de transcrição BES1 e BZRI1 (ver Figura 15.31). Por que as células vegetais desenvolveram rotas de sinalização com base na regulação negativa, em vez da regulação positiva, como ocorre em células animais? A modelagem matemática das rotas de transdução de sinal que empregam reguladores negativos sugere que esses reguladores resultem na indução mais rápida de genes de resposta a jusante. A velocidade de uma resposta, especialmente a um estresse ambiental, como a seca, pode ser crucial à sobrevivência da planta séssil. Em consequência, a adoção de rotas de sinalização com regulação negativa pelas plantas, na maioria dos casos, provavelmente tenha conferido uma vantagem seletiva durante a evolução. Nas células vegetais, vários mecanismos moleculares foram descritos sobre a inativação de proteínas repressoras, incluindo desfosforilação para modular a atividade repressora, redestinação do repressor para outro compartimento celular e degradação da proteína repressora. Conforme observado anteriormente, a desfosforilação proteica é

empregada pela rota do brassinosteroide para inativar a proteína repressora BIN2 (ver Capítulo 15.31). Vários receptores de hormônios vegetais codificam componentes da maquinaria de ubiquitinação e medeiam a sinalização via degradação de proteínas A degradação de proteínas como um mecanismo para inativar proteínas repressoras foi primeiro descrita como parte da rota de sinalização da auxina. Desde então, tem sido mostrado que a rota ubiquitina-proteassomo é essencial para a maioria das rotas de sinalização de hormônios, se não todas. Em suma, uma pequena proteína chamada ubiquitina é primeiro ativada por uma enzima denominada enzima de ativação da ubiquitina El, de uma maneira dependente de ATP (Figura 15.33A; ver também Figura 2.18). A ubiquitina marcada é transferida para uma segunda enzima denominada enzima de conjugação da ubiquitina E2. Essa enzima, então, associa-se a um complexo de uma família de grandes complexos de proteínas denominados complexos S-PHASE KINASE-ASSOCIATED PROTEIN (Skp1)/Cullin/F-box (SCF), que funcionam como ubiquitina E3 ligase. Um termo sobrescrito é aplicado a um nome de E3 ligase (p. ex, SCF"") para indicar qual é a proteína F-box que o complexo contém. As proteínas F-box geralmente recrutam proteínas-alvo para o complexo SCE, de modo que elas podem ser marcadas com múltiplas cópias de ubiquitina pela E3 ligase (ver Figura 15.334). Essa poliubiquitinação atua como um marcador que destina a proteína para degradação pelo proteassomo 265, um grande complexo multiproteico que degrada proteínas marcadas pela ubiquitina. Em plantas, a família de genes F-box tem sido expandida de modo considerável para centenas de genes, que supostamente degradam um número similar de alvos distintos. Por exemplo, as proteínas KMD já descritas atuam como parte de um complexo ubiquitina E3 ligase de SCFMP e interagem diretamente com proteínas ARR do tipo B para regular negativamente a rota de sinalização da citocinina. Várias dessas proteínas F-box funcionam como complexos receptores de hormônios (Figura 15.33B e O). Em

438 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) ÉP) O —» AT? 5 f Proteína-alvo 1) SE O a É —b ———— + Es ————————» Proteassomo 2685 Ubiquitina N 1. Aubiquitina 2. A ubiquitina 3. A E2 ubiquitinada 4. A proteína-alvo 5. A proteína-alvo passa por é transferida forma um complexo é ubiquitinada pelo é degradada pelo ativação pela à E2. com a E3 ligase e a complexo E2-E3. proteassomo 265. E1 dependente proteína-alvo. de ATP. (B) Degradação da repressora AUX/AIA pelo proteassomo 265 Núcleo Sítio de ligação Figura 15.33 As rotas de transdução de sinal em plantas com parcial da auxina frequência funcionam por inativação de proteínas repressoras. (A) Repressor Diagrama esquemático da rota de degradação ubiquitina-proteassomo, que ocorre no citosol e no núcleo. (B) A ligação da auxina ao seu complexo repressor inicia a degradação da ubiguitina dependente da proteína repressora de AUX/AIA pelo proteassomo 265. AUX/AIA Auxina dis o Sítio de ligação ZA parcial da auxina Complexo O receptor de auxina é composto de duas proteínas: o componente E3 ligase, SCFTIR1 TIR1 do complexo SCF e a proteína repressora AUX/AIA. As partes E1 ligase E2 Ligase da ubiguitina são primeiro ativadas pela E1 ligase e adicionadas às proteínas-alvo pela E2 ligase. TIR1 recruta proteínas AUX/AIA para o complexo SCF"'*! de uma maneira dependente de auxina. Uma vez recrutadas pela auxina, as proteínas AUX/AIA são ubiquitinadas Vê Ubiquitina pela atividade da E3 ligase do complexo SCF"'*!, que marca a proPoliubiquitina O complexo teína para destruição pelo proteassomo 265. (C) A ligação da gibeRe auxina relina (GA) ao seu receptor leva à degradação da repressora DELLA ubiquitina pelo proteassomo 265. (Parte superior) No núcleo, a GA liga-se ao E3 ligase receptor GID1 e induz a mudança conformacional no domínio Nubiquitina o -terminal do receptor, permitindo que ele interaja com TVHYNP e repressor AUX/AIA. domínios DELLA da repressora DELLA. (Parte inferior) A formação do complexo GlD1-repressor promove a interação entre o repressor e a ubiquitina E3 ligase do complexo SCF*", levando à ubiquitinação e à degradação da repressora DELLA pelo proteassomo 265. Iesesame 265 pelo proteassomo 265 A 0º Degradação de AUX/AIA "qo (C) Formação do complexo GA-GID1-DELLA Did Ne Degradação de DELLAs dependente do proteassomo Poliubiquitina ape CH» ————»> Proteassomo 265 Degradação de proteínas

muitas rotas de sinalização de hormônios, as proteínas marcadas para degradação são repressores transcricionais. Na rota de sinalização da auxina, os genes da família de genes receptores da auxina, TIR1/AFB1-5, codificam componentes F-box do complexo SCF que atua na degradação de repressores de AUXINA/ÁCIDO INDOL-3-ACÉTICO (AUX/AIA) da transcrição gênica responsiva à auxina (Figura 15.34A). Os genes responsivos à auxina geralmente têm sítios de ligação ao elemento de resposta à auxina (AuxRE, auxin responsive element) localizados em suas regiões promotoras. Os fatores de resposta à auxina (ARFs, auxin responsive factors) são fatores de transcrição que se ligam a esses motivos do AuxRE para estimular ou reprimir a transcrição (ver Figura 15.344). Para ativar a transcrição, os ARFs formam homodímeros via domínios de interação conservados e recrutam fatores de remodelação da cromatina. Quando as concentrações de auxina são baixas, as proteínas repressoras de AUX/AIA contendo domínios de interação similares aos encontrados nos ARFs formam heterodímeros com os ARFs e, assim, reprimem a ativação transcricional. Na presença de auxina, os repressores de AUX/AIA são recrutados para o complexo receptor TIR1/ AFB e são marcados com ubiquitina para degradação pelo proteassomo 268 (ver Figura 15.33B). Isso permite que os ARFs dimerizem, ou mesmo oligomerizem, e ativem a transcrição gênica. TIR1 (e AFB1-5), portanto, funcionam como correceptores de auxina, com a auxina atuando como uma “cola molecular”, sem exigência de fosforilação do receptor, diferente do que é constatado nos sistemas de E3 ligase análogos. Entre os muitos genes-alvo, estão os que codificam enzimas de metabolização da auxina e repressores de AUX/AIA, que, ao fim, servem para reduzir os níveis de auxina ativa e encerrar a sinalização dependente de ARF. Os hormônios vegetais jasmonato e GA também promovem a interação entre uma proteína F-box de uma ubiquitina E3 ligase de SCF e suas proteínas-alvo repressoras transcricionais (Figura 15.34B e O). A proteína F-box CORONATINE-INSENSITIVE1 (COI) funciona como um receptor de jasmonato. Como a auxina, o jasmonato (conjugado ao aminoácido isoleucina) promove a interação entre COI e repressores da expressão gênica induzida pelo jasmonato denominados proteínas JASMONATE ZIM-DOMAIN (JAZ) (ver Figura 15.34B), marcando, desse modo, as proteínas JAZ para degradação (ver Figura 23.19).

Análogas às proteínas AUX/AIA, as proteínas repressoras JAZ suprimem a transcrição dos genes de resposta ao jasmonato, mediante ligação aos fatores de transcrição MYC de hélice-alça-hélice básicos (bHLH, basic helix-loop-helix). A degradação das proteínas repressoras JAZ, dependente de ubiquitina induzida pelo jasmonato, resulta na liberação e na ativação de fatores de transcrição MYC, desencadeando a indução da expressão gênica responsiva ao jasmonato. A sinalização da GA também envolve componentes do complexo SCF (ver Figura 15.340). No entanto, o receptor da giberelina GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF 1 (GID1) não funciona por si próprio como uma proteína F-box. Em 439 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal vez disso, quando o GID1 se liga à GA, o receptor passa por uma mudança conformacional que promove a ligação de proteínas repressoras DELLA. Isso, por sua vez, induz uma mudança conformacional na proteína DELLA e facilita a interação da ligação GIDI-DELLA ao SCF*"!, uma ubiquitina E3 ligase em Arabidopsis que contém a proteína F-box SLY1 (ver Figura 15.33€). Na prática, a ligação do receptor da GA GIDI às proteínas repressoras DELLA desencadeia a ubiquitinação, via proteína F-box SLY1, e a subsequente degradação das proteínas DELLA pelo proteassomo 265. A degradação das proteínas DELLA, por exemplo, resulta na liberação e na ativação dos fatores de transcrição do fator de interação do fitocromo (PIF, phytochrome interaction factor), tais como PIF3 e PIF4, bem como outros fatores de transcrição DHLH, desencadeando, assim, mudanças na expressão gênica. Conforme a discussão anterior indica, auxina, jasmonato e GAs sinalizam por marcação direta a estabilidade de proteínas repressoras de localização nuclear e, assim, a indução de uma resposta transcricional. Tal rota de transdução de sinal curta fornece os meios para uma mudança muito rápida na expressão gênica nuclear. Contudo, não há oportunidade de amplificação do sinal, no caso de uma rota de sinalização que envolve uma cascata de quinases ou mensageiros secundários. Em vez disso, toda resposta transcricional resultante está diretamente relacionada à abundância da molécula sinalizadora, pois isso determinará o número de moléculas repressoras que são degradadas. Essa característica importante na organização das rotas de transdução de sinal pode ajudar a explicar por que, comparativamente, concentrações altas de sinais como auxina e GA são necessárias para evocar uma resposta biológica. As

plantas desenvolveram mecanismos para desligamento ou atenuação de respostas de sinalização Sem dúvida, a capacidade de desligar uma resposta a um sinal é tão importante quanto a capacidade de iniciá-la. As plantas concluem a sinalização por meio de vários mecanismos. Conforme já discutido, sinais químicos, como hormônios vegetais, podem ser degradados ou inativados por oxidação ou conjugação a açúcares ou aminoácidos. Eles podem também ser sequestrados em outros compartimentos celulares para separá-los espacialmente dos receptores. Os receptores e intermediários da sinalização que são ativados por fosforilação podem ser inativados por desfosforilação mediada por fosfatases. Os componentes ativados da rota das MAP-quinases, por exemplo, são inativados pelas MAP-quinases-fosfatases, garantindo um rígido controle celular sobre a duração e a intensidade da sinalização mediada pelas MAP-quinases (ver Figura 15.4). De maneira similar, os transportadores de íons e inativadores celulares podem rapidamente diminuir as concentrações elevadas de mensageiros secundários para desligar a amplificação do sinal (ver Figura 15.5). Conforme foi visto, a

Resposta à auxina Núcleo A proteína repressora AUX/AIA inibe o fator de transcrição ARF. O receptor da auxina é um complexo ubiquitina E3 ligase, SCFTIR1, Poliubiquitina .. O repressor AUX/ AIA é | O Elorde Rae pelo a Ae transcrição Ra E d CL ARF é auxina ativado. A ativado. A proteína repressora é degradada pelo proteassomo no núcleo. Genes regulados pela auxina Transcrição Expressão gênica Figura 15.34 Vários receptores de hormônios vegetais fazem parte de complexos de ubiquitinação SCF. Auxina, jasmonato (AJ) e giberelinas (GAs) sinalizam promovendo a interação entre componentes da maquinaria de ubiquitinação SCF e proteínas repressoras que operam na rota de transdução de sinal de cada hormônio. A auxina (A) e o AJ (B) promovem diretamente a interação entre os complexos SCF!" e sCFS9" e os repressores AUX/ AIA e JAZ, respec tivamente. As características estruturais das proteínas ARF e AUX/ AIA que atuam na sinalização da auxina são determinadas por crisdegradação de proteínas proporciona outro mecanismo para a célula vegetal regular a abundância de componentes-chave da rota de transdução de sinal, como o receptor ou um fator de transcrição. A regulação por retroalimentação (feedback) representa outro mecanismo-chave empregado para atenuar uma resposta. Por exemplo, os genes AUX/AIA, que codificam as proteínas repressoras de auxina AUX/AIA, têm sítios de (B) Resposta ao jasmonato A proteína repressora JAZ inibe o Elcio fator de transcrição MYC2. DNA Genes regulados pelo jasmonato Jasmonato O repressor JAZ é | ubiquitinado pelo E receptor do sê jasmonato SCFCOM ativado. [md A proteína Ro repressora é MYC2 é dia pelo tivado proteassomo É . no núcleo. DNA Genes regulados pelo jasmonato Transcrição Expressão gênica talografia de raios X e estão refletidas na figura. As características estruturais da proteína repressora JAZ ainda não foram determinadas. (C) A giberelina, por outro lado, requer adicionalmente uma proteína receptora, GID1, para formar o complexo entre SCF” e proteínas DELLA. A adição de ubiguitinas múltiplas (poliubiguitina) marca essas proteínas repressoras para a degradação. Isso desencadeia a ativação dos fatores de transcrição ARF, MYC2 e PIF3/4, resultando em mudanças na expressão gênica induzidas por auxina, jasmonato e giberelina. ligação ao elemento de resposta à auxina localizados em suas regiões promotoras. Desse

modo, as proteínas AUX/ AIA podem ligar-se aos promotores de seus próprios genes e reprimir sua própria expressão. Quando a sinalização da auxina desencadeia a degradação dos repressores AUX/ AIA, a transcrição subsequente dos genes de resposta à auxina leva à substituição das proteínas AUX/AIA e, portanto, à atenuação ou à conclusão da resposta (ver Figura 15.344).

(C) Resposta à giberelina A proteína repressora DELLA inibe filicico o fator de transcrição PIF3/4. DNA Genes regulados pela giberelina LD] Giberelina (GA) Após ligação ao complexo GA-receptor, a repressora DELLA é ubiquitinada por SCFSLY, A proteína (o) fator de repressora é transcrição degradada pelo PIF3/4 é proteassomo ativado. no núcleo. DNA Genes regulados pela giberelina Transcrição Expressão gênica As rotas de sinalização hormonal com frequência estão sujeitas a várias alças de regulação por retroalimentação negativa. Isso está ilustrado minuciosamente pela rota das GAs (Figura 15.35). A GA bioativa (GA, nesse exemplo) é sintetizada por uma rota biossintética complexa que envolve múltiplas reações catalisadas por enzimas. As duas últimas enzimas nessa rota são codificadas pelos membros das famílias dos genes GA200x e GA3o0x. Conforme está mostrado na Figura 15.35, na ausência da GA, os reguladores transcricionais DELLA promovem a expressão dos genes codificadores das enzimas GA200x e GA3ox, que leva ao aumento da biossíntese da GA. Ao mesmo tempo, DELLA inibe a expressão de genes codificadores da enzima GA2ox do catabolismo da GA, que leva ao decréscimo da degradação da GA. Como resultado desses dois efeitos da DELLA, as concentrações da GA aumentam. Na presença da GA, as proteínas DELLA são degradadas pela rota proteassômica. Como consequência, a biossíntese da GA decresce e seu catabolismo é aumentado. Desse modo, ela regula negativamente sua própria concentração na célula. Essas alças de retroalimentação 441 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal positiva e negativa ajudam a garantir que respostas e níveis de GA apropriados sejam mantidos durante o desenvolvimento da planta. A saída (output) da resposta celular a um sinal frequentemente é específica do tecido Muitos sinais ambientais e endógenos podem desencadear várias respostas vegetais altamente diversificadas. Em geral, os tipos de células ou tecidos em particular não expõem a gama completa de respostas potenciais quando expostos a um sinal, mas exibem especificidade de resposta distinta. A auxina, por exemplo, promove a expansão celular nos tecidos aéreos em crescimento, ao mesmo tempo em que inibe a expansão celular nas raízes. Ela evoca a iniciação de raízes laterais em um subconjunto de células do periciclo, enquanto induz os primórdios foliares no meristema apical do caule e controla a diferenciação vascular nos órgãos vegetais em desenvolvimento.

Como o contexto do desenvolvimento de tecidos e células pode determinar tais respostas diversas a um único sinal? Conforme discutido, a transdução de sinal da auxina envolve a interação auxina-dependente de repressores TIRI/AFB e proteínas repressoras AUX/AIA. Isso leva à degradação de AUX/AIA e libera a repressão — mediada por AUX/ AIA — da atividade do fator de transcrição ARF (ver Figura 15.344). Todos esses componentes da sinalização são codificados por famílias multigênicas (em Arabidopsis, existem 6 genes TIRI/AFBs, 29 AUX/AIAs e 23 ARFs) e têm padrões de expressão, propriedades bioquímicas e funções biológicas diferentes. A parte da planta onde esses componentes são expressos, a intensidade de sua expressão, a força de sua afinidade de ligação e os níveis de auxina celular que eles experimentam influenciam a forma da resposta final da auxina. Por exemplo, enquanto parece que todas TIRI/AFBs podem potencialmente interagir com muitas AUX/AIAs diferentes de uma maneira auxina-dependente, nem todas essas proteínas são expressas em todas as células. Além disso, a dosagem em que a auxina promove essas interações varia de maneira significativa com diferentes combinações de receptor/ repressor, de modo que alguns complexos TIR1/AFB-AUX/AIA se formam em concentrações de auxina muito baixas, enquanto outros requerem níveis de auxina substancialmente mais altos para interagirem de modo estável. A sensibilidade e a expressão diferenciais também podem ser mecanismos para alcançar a especificidade tecidual em outras rotas de transdução de sinal do hormônio, onde receptores ou outros componentes da sinalização são codificados por famílias multigênicas. A regulação cruzada permite a integração das rotas de transdução de sinal No interior das células vegetais, as rotas de transdução de sinal nunca funcionam isoladamente, mas operam como parte de uma rede complexa de interações da sinalização. Essas interações são responsáveis pelo fato de

Percepção da GA GA2Zox inativa GA,. REPRESSOR iG) V REPRESSOR A (COD) REPRESSOR y sr o GAcausaa degradação co de DELLA. GID1 receptor de GA DELLA estimula a expressão de alguns genes e reprime outros. Resposta à GA DELLA inibe as respostas à GA. REPRESSOR | ——— Crescimento da planta Figura 15.35 A resposta à giberelina (GA) é regulada por uma série de mecanismos de retroalimentação envolvendo componentes da transdução de sinal e da biossíntese da GA. Os genes GA200x e GA30x codificam as enzimas que catalisam as últimas etapas da rota biossintética da GA, ao passo que GA2ox catalisa a inativação da GA bioativa, GA,. GID1 codifica o receptor da GA que, após a ligação ao ligante, recruta proteínas repressoras 8-I] — — (68) ——— é-I GA inibe as duas últimas etapas na rota biossintética ao causar a degradação de DELLA. | Biossíntese da GA I DELLA ao complexo SCF*” para ubiquitinação, desencadeando sua degradação. Na ausência de GA, as proteínas DELLA regulam positivamente G/D1, GA200x e GA30x (sinais mais) e regulam negativamente GA420x (sinal menos). Inversamente, a GA bioativa e o receptor GID1 intensificam a degradação da repressora DELLA (sinais mais), ao passo que GA2ox bloqueia a degradação da repressora DELLA (sinais menos).

Interações primárias SE Positiva Duas rotas de entrada convergem para a(s) proteína(s) compartilhada(s), mas uma das rotas inibe o efeito da outra. Sinais es entrada (input) Rotas de transdução de sinal Respostas Ra Se Duas rotas de entrada regulam Duas rotas de entrada regulam uma única proteína compartilhada ou múltiplas proteínas compartilhadas controlando uma resposta. Ambas as rotas têm o mesmo efeito na resposta. Além disso, uma rota acentua os níveis de entrada ou a percepção da outra rota. Figura 15.36 As rotas de transdução de sinal operam como parte de uma rede complexa de interações de sinalização. Três tipos de regulação cruzada têm sido propostos: primário, secundário e terciário. Os sinais de entrada são apresentados com a forma oval, as rotas de transdução de sinal são indicadas por setas grossas, e as que os hormônios vegetais muitas vezes exibem interações agonísticas (aditivas ou positivas) ou antagonísticas (inibidoras ou negativas) com outros sinais. Os exemplos clássicos incluem a interação antagonística entre a GA e o ABA no controle da germinação de sementes (ver Capítulo 18). A interação entre rotas de sinalização tem sido denominada regulação cruzada, com três categorias propostas (Figura 15.36): 1. A regulação cruzada primária envolve rotas de sinalização distintas regulando um componente de transdução compartilhado, de uma maneira positiva ou negativa. 2. A regulação cruzada secundária envolve a saída de uma rota de sinalização regulando a abundância ou a percepção de um segundo sinal. 3. A regulação cruzada terciária envolve as saídas de duas rotas distintas exercendo influências mútuas. Em raízes de Arabidopsis, a integração de mecanismos de crescimento e de resposta ao estresse pelo fator de transcrição ABA INSENSITIVEA4 (ABI4) envolve três tipos de regulação cruzada. Conforme mostra a Figura 15.374, a citocinina e o ABA exibem regulação cruzada primária quando induzem a transcrição do ABI4 para, por sua vez, regular a transcrição de diversos genes biossintéticos e de resposta ao estresse. No entanto, a regulação da transInterações secundárias au respostas separadas. 443 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal Interações terciárias Negativa Positiva Negativa A resposta de uma das rotas de sinalização inibe a resposta da outra rota. A resposta de uma das rotas de sinalização promove a resposta da outra rota. Como na interação positiva, exceto que a rota reprime os níveis de entrada ou a percepção da

outra rota. respostas (saídas da rota) são mostradas como estrelas. As linhas de cores verde (positiva) ou vermelha (negativa) indicam onde uma rota influencia a outra. Os três tipos de regulação cruzada podem ser positivos ou negativos. crição do ABI4 por citocinina e ABA também fornece um exemplo de regulação cruzada secundária, à medida que a indução da transcrição do ABI4 atua como sinalização da auxina, reduzindo os fluxos de auxina para o ápice da raiz, dentro de seus tecidos vasculares que iniciam a formação da raiz lateral (Figura 15.37B). Finalmente, ABI4 também funciona na regulação cruzada terciária. ABA e citocinina também reduzem o alongamento da raiz lateral, que é regulado positivamente pelo transporte de auxina para o ápice do caule, a partir do ápice da raiz via AUX1, PIN2 e ABCB4. ABI4 regula positivamente a ASPARTYL PROTEASE2 (APA2) endossômica, a qual degrada o transportador de auxina ABCB4 que regula os fluxos de auxina nas células epidérmicas da raiz (Figura 15.370). A abundância da proteína ABCB4 na membrana plasmática é rapidamente reduzida após o tratamento com ABA ou citocinina em plantas do tipo selvagem, mas ela não é afetada em mutantes abi4 ou apa?. Portanto, a sinalização vegetal não é baseada em uma simples sequência linear de eventos de transdução, mas envolve regulação cruzada entre muitas rotas. A compreensão de como tais rotas de sinalização complexas operam demandará uma nova abordagem científica. Essa abordagem com frequência é referida como biologia de sistemas e emprega modelos matemáticos e computacionais para simular essas redes biológicas não lineares e predizer melhor suas saídas.

444 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) Regulação cruzada primária Citocinina Ácido abscísico Citocinina y / y / N Fator de transcrição Es] Gene = mmmoõÕ DNA Genes de resposta ao estresse (p. ex., HKT1;1) Genes da biossíntese (p. ex., DGAT1) Figura 15.37 | Exemplos de regulação cruzada primária, secundária e terciária. (A) A regulação cruzada primária ocorre quando o hormônio de desenvolvimento citocinina e o hormônio de estresse ácido abscísico induzem o fator de transcrição ABI4, que aumenta ou diminui a expressão de genes biossintéticos e de resposta ao estresse, como DGAT1 e o transportador de sódio HKT1;1. (B) A regulação cruzada secundária ocorre quando ABI4 (B) Regulação cruzada secundária Genes que regulam a polaridade de PIN1 sad l : ES | APA2 Sinalização da auxina (C) Regulação cruzada terciária Ácido abscísico Citocinina Ácido abscísico AB14 regula a localização polar e a abundância de PIN1, o transporte de auxina em direção ao ápice da raiz e a iniciação de raízes laterais. (C) A regulação cruzada terciária ocorre quando ABI4 induz a expressão da aspartil protease APA2 semelhante à catepsina D, para induzir a degradação de ABCB4. ABCB4 contribui para o transporte de auxina em direção ao ápice do caule, que regula o alongamento de raízes laterais. RESUMO As respostas fisiológicas de curto e de longo prazo a sinais internos surgem da transformação (transdução) de sinais em rotas mecanísticas. A fim de ativar áreas que podem ser distantes do local inicial da sinalização, intermediários de sinalização são amplificados antes da disseminação (transmissão). Uma vez em atividade, as rotas de sinalização muitas vezes sobrepõem-se em redes complexas, um fenômeno denominado regulação cruzada, para coordenar respostas integradas. Aspectos temporais e espaciais da sinalização e As plantas usam a transdução de sinal para coordenar respostas rápidas e lentas aos estímulos (Figuras 15.1, 15.2). Percepção e amplificação de sinais e Os receptores estão presentes nas células e são conservados nos reinos de bactérias, plantas, animais e fungos (Figura 15.3). * A sinalização intermediária deve ser amplificada para impedir a diluição da cascata de sinalização; a rota de amplificação da MAPK é conservada nos eucariotos (Figura 15.4). e Os sinais podem também ser amplificados por mensageiros secundários como Ca?*, H*, espécies reativas de oxigênio (EROS) e lipídeos modificados (moléculas lipídicas de sinalização), embora eles possam ser

desafiados a distinguir seus alvos de sinalização (Figuras 15.5, 15.6). Hormônios e desenvolvimento vegetal e Os hormônios são mensageiros químicos conservados que, em concentrações muito baixas, podem transmitir sinais entre células e iniciar respostas fisiológicas (Figuras 15.7, 15.8). O primeiro hormônio de crescimento a ser identificado foi a auxina, durante estudos da curvatura do coleóptilo devido ao fototropismo (Figura 15.9). Os estudos sobre a "doença da planta boba" de arroz levaram à descoberta do grupo de hormônios do crescimento denominados giberelinas (Figura 15.10). Os experimentos com cultura de tecidos revelaram o papel das citocininas como fatores promotores da divisão celular (Figura 15.19). O etileno é um hormônio gasoso que promove o amadurecimento do fruto e outros processos do desenvolvimento (Figura 15.12). O ácido abscísico regula a maturação da semente e o fechamento estomático em resposta ao estresse hídrico (Figura 15.13). Os brassinosteroides são hormônios lipossolúveis que regulam muitos processos, incluindo a fotomorfogênese e a germinação (Figura 15.14). * As estrigolactonas reduzem a ramificação da parte aérea e promovem interações na rizosfera (Figura 15.15).

RESUMO

As respostas fisiológicas de curto e de longo prazo a sinais internos surgem da transformação (transdução) de sinais em rotas mecanísticas. A fim de ativar áreas que podem ser distantes do local inicial da sinalização, intermediários de sinalização são amplificados antes da disseminação (transmissão). Uma vez em atividade, as rotas de sinalização muitas vezes sobrepõem-se em redes complexas, um fenômeno denominado regulação cruzada, para coordenar respostas integradas.

Aspectos temporais e espaciais da sinalização

- As plantas usam a transdução de sinal para coordenar respostas rápidas e lentas aos estímulos (**Figuras 15.1, 15.2**).

Percepção e amplificação de sinais

- Os receptores estão presentes nas células e são conservados nos reinos de bactérias, plantas, animais e fungos (**Figura 15.3**).
- A sinalização intermediária deve ser amplificada para impedir a diluição da cascata de sinalização; a rota de amplificação da MAPK é conservada nos eucariotos (**Figura 15.4**).
- Os sinais podem também ser amplificados por mensageiros secundários como Ca^{2+}, H^+, espécies reativas de oxigênio (EROs) e lipídeos modificados (moléculas lipídicas de sinalização), embora eles possam ser desafiados a distinguir seus alvos de sinalização (**Figuras 15.5, 15.6**).

Hormônios e desenvolvimento vegetal

- Os hormônios são mensageiros químicos conservados que, em concentrações muito baixas, podem transmitir sinais entre células e iniciar respostas fisiológicas (**Figuras 15.7, 15.8**).
- O primeiro hormônio de crescimento a ser identificado foi a auxina, durante estudos da curvatura do coleóptilo devido ao fototropismo (**Figura 15.9**).
- Os estudos sobre a "doença da planta boba" de arroz levaram à descoberta do grupo de hormônios do crescimento denominados giberelinas (**Figura 15.10**).
- Os experimentos com cultura de tecidos revelaram o papel das citocininas como fatores promotores da divisão celular (**Figura 15.11**).
- O etileno é um hormônio gasoso que promove o amadurecimento do fruto e outros processos do desenvolvimento (**Figura 15.12**).
- O ácido abscísico regula a maturação da semente e o fechamento estomático em resposta ao estresse hídrico (**Figura 15.13**).
- Os brassinosteroides são hormônios lipossolúveis que regulam muitos processos, incluindo a fotomorfogênese e a germinação (**Figura 15.14**).
- As estrigolactonas reduzem a ramificação da parte aérea e promovem interações na rizosfera (**Figura 15.15**).

Metabolismo dos fitormônios e homeostase e A concentração dos hormônios é rigorosamente regulada, para que os sinais produzam respostas oportunas sem comprometer o mesmo sinal no futuro (Figura 15.16). * O indol-3-piruvato (IPyA) é o intermediário primário da auxina; sua concentração também é fortemente regulada (Figuras 15.17-15.19). Todas as giberelinas (GAs) são derivadas de GA,,, que é oxidada no citosol (Figura 15.20). As citocininas são derivadas da adenina. Os genes KNOX promovem concentrações de citocininas no meristema apical do caule, enquanto inibem os níveis de GA (Figura 15.21). O etileno é sintetizado da metionina e difunde-se rapidamente para fora das plantas como um gás; não há evidência de catabolismo do etileno (Figura 15.22). O ácido abscísico é sintetizado a partir de carotenoides com 40 carbonos; suas concentrações podem oscilar drasticamente durante os processos do desenvolvimento (Figura 15.23). Os brassinosteroides originam-se do campesterol, que é similar estruturalmente ao colesterol (Figura 15.24). As estrigolactonas são sintetizadas a partir de carotenoides, de maneira similar ao ácido abscísico (Figura 15.25). Transmissão de sinal e comunicação célula a célula e Os hormônios podem sinalizar células dentro de seu sítio de síntese, perto dele ou muito distante (Figura 15.26). 445 Capítulo 15 e Sinais e Transdução de Sinal e As plantas podem também empregar sinalização elétrica de ação rápida e longa distância usando potenciais de ação, embora a transmissão de tais sinais seja pouco conhecida (Figura 15.27). Rotas de sinalização hormonal e As rotas da citocinina e do etileno usam sistemas reguladores de dois componentes derivados, que envolvem proteínas sensoras ligadas à membrana e proteínas solúveis reguladoras de resposta (Figuras 15.28-15.30). e As rotas dos brassinosteroides e de certas auxinas usam quinases do tipo receptor (RLKs) transmembranas para fosforilar regiões de serina e treonina de proteínas-alvo (Figura 15.31). e As rotas do ácido abscísico usam fosfatases, bem como quinases (Figura 15.32). e Ao contrário das rotas dos hormônios animais, as rotas dos hormônios vegetais geralmente empregam reguladores negativos (inativação dos repressores), permitindo a ativação mais rápida de genes de resposta a jusante (Figuras 15.33, 15.34). O desligamento das rotas de sinalização é realizado pela degradação ou pelo sequestro de sinais químicos via mecanismos de retroalimentação (Figura 15.35).

Embora os hormônios possam produzir uma ampla diversidade de respostas, os tecidos exibem especificidade de resposta. e A integração das rotas de transdução de sinal é realizada por regulação cruzada (Figuras 15.36, 15.37). Leituras sugeridas Davière, J.-M, and Achard, P. (2013) Gibberellin signaling in membrane. AoB Plants 2012: pls031. DOI: 10.1093/aobpla/ plants. Development 140: 1147-1151. pls031 Hwang, I. Sheen, J., and Miller, B. (2012) Cytokinin signaling Santner, A. and Estelle, M. (2009) Recent advances and emerging networks. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 353-380. trends in plant hormone signaling. Nature (Lond.) 459: 1071Jiang, J., Zhang, C, and Wang, X. (2013) Ligand perception, 1078. activation, and early signaling of plant steroid receptor Suarez-Rodriguez, M. C., Petersen, M., and Mundy, J. (2010) brassinosteroid insensitive 1. J. Integr. Plant Biol. 55: 1198-Mitogen-activated protein kinase signaling in plants. Annu. 1211. Rev. Plant Biol. 61: 621-649. Ju, €., and Chang, C. (2012) Advances in ethylene signalling: Xuemin, W. (2004) Lipid signaling. Curr. Opin. Plant Biol. 7: 329Protein complexes at the endoplasmic reticulum 336.

Metabolismo dos fitormônios e homeostase

- A concentração dos hormônios é rigorosamente regulada, para que os sinais produzam respostas oportunas sem comprometer o mesmo sinal no futuro (**Figura 15.16**).
- O indol-3-piruvato (IPyA) é o intermediário primário da auxina; sua concentração também é fortemente regulada (**Figuras 15.17-15.19**).
- Todas as giberelinas (GAs) são derivadas de GA_{12}, que é oxidada no citosol (**Figura 15.20**).
- As citocininas são derivadas da adenina. Os genes *KNOX* promovem concentrações de citocininas no meristema apical do caule, enquanto inibem os níveis de GA (**Figura 15.21**).
- O etileno é sintetizado da metionina e difunde-se rapidamente para fora das plantas como um gás; não há evidência de catabolismo do etileno (**Figura 15.22**).
- O ácido abscísico é sintetizado a partir de carotenoides com 40 carbonos; suas concentrações podem oscilar drasticamente durante os processos do desenvolvimento (**Figura 15.23**).
- Os brassinosteroides originam-se do campesterol, que é similar estruturalmente ao colesterol (**Figura 15.24**).
- As estrigolactonas são sintetizadas a partir de carotenoides, de maneira similar ao ácido abscísico (**Figura 15.25**).

Transmissão de sinal e comunicação célula a célula

- Os hormônios podem sinalizar células dentro de seu sítio de síntese, perto dele ou muito distante (**Figura 15.26**).
- As plantas podem também empregar sinalização elétrica de ação rápida e longa distância usando potenciais de ação, embora a transmissão de tais sinais seja pouco conhecida (**Figura 15.27**).

Rotas de sinalização hormonal

- As rotas da citocinina e do etileno usam sistemas reguladores de dois componentes derivados, que envolvem proteínas sensoras ligadas à membrana e proteínas solúveis reguladoras de resposta (**Figuras 15.28-15.30**).
- As rotas dos brassinosteroides e de certas auxinas usam quinases do tipo receptor (RLKs) transmembranas para fosforilar regiões de serina e treonina de proteínas-alvo (**Figura 15.31**).
- As rotas do ácido abscísico usam fosfatases, bem como quinases (**Figura 15.32**).
- Ao contrário das rotas dos hormônios animais, as rotas dos hormônios vegetais geralmente empregam reguladores negativos (inativação dos repressores), permitindo a ativação mais rápida de genes de resposta a jusante (**Figuras 15.33, 15.34**).
- O desligamento das rotas de sinalização é realizado pela degradação ou pelo sequestro de sinais químicos via mecanismos de retroalimentação (**Figura 15.35**).
- Embora os hormônios possam produzir uma ampla diversidade de respostas, os tecidos exibem especificidade de resposta.
- A integração das rotas de transdução de sinal é realizada por regulação cruzada (**Figuras 15.36, 15.37**).

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Sinais da Luz Solar luz solar serve não só como uma fonte de energia para a fotossíntese, mas também como um sinal que regula diversos processos do desenvolvimento, desde a germinação da semente ao desenvolvimento do fruto e à senescência (Figura 16.1). Ela também fornece pistas direcionais para o crescimento das plantas, bem como sinais não direcionais para os seus movimentos. Já foram abordados diversos mecanismos de detecção de luz em capítulos anteriores. No Capítulo 9, foi visto que os cloroplastos se movem dentro das células do tecido paliçádico foliar, para orientar sua face ou borda em direção ao sol (ver Figura 9.12). As folhas de muitas espécies são capazes de alterar sua posição para acompanhar o movimento do sol através do céu, um fenômeno conhecido como acompanhamento do sol (solar tracking) (ver Figura 9.5). Como discutido no Capítulo 10, estômatos usam a luz azul como um sinal para a abertura, uma resposta sensorial que permite a entrada do CO, na folha. Nos próximos capítulos, serão apresentados exemplos de desenvolvimento da planta regulado pela luz. Por exemplo, muitas sementes necessitam de luz para germinar, um processo chamado de fotoblastia. A luz solar inibe o crescimento do caule e estimula a expansão foliar durante o crescimento das plântulas, duas das várias mudanças fenotípicas induzidas pela luz, coletivamente referidas como fotomorfogênese (Figura 16.2; ver também Capítulo 18). É comum ramos de plantas colocadas junto à janela crescerem em direção à fonte de luz. Esse fenômeno, chamado de fototropismo, é um exemplo de como as plantas alteram seus padrões de crescimento em resposta à direção da radiação incidente (Figura 16.3; ver também Capítulo 18). Em algumas espécies, as folhas dobram à noite (nictinastia) e abrem ao amanhecer (fotonastia). Movimentos fotonásticos são reações das plantas em resposta à luz não direcional. Como será discutido no Capítulo 20, muitas plantas florescem em épocas específicas do ano em resposta a mudanças no comprimento do dia, um fenômeno chamado de fotoperiodismo. Além da luz visível (Figura 16.4), a luz solar também contém a radiação ultravioleta (UV), que pode danificar membranas, DNA e proteínas (ver Capítulo 24). Muitas plantas podem detectar a presença da radiação UV e proteger-se contra danos celulares mediante síntese de compostos fenólicos simples e flavonoides que atuam como filtros solares e removem oxidantes nocivos e radicais livres que são induzidos pelos fótons de

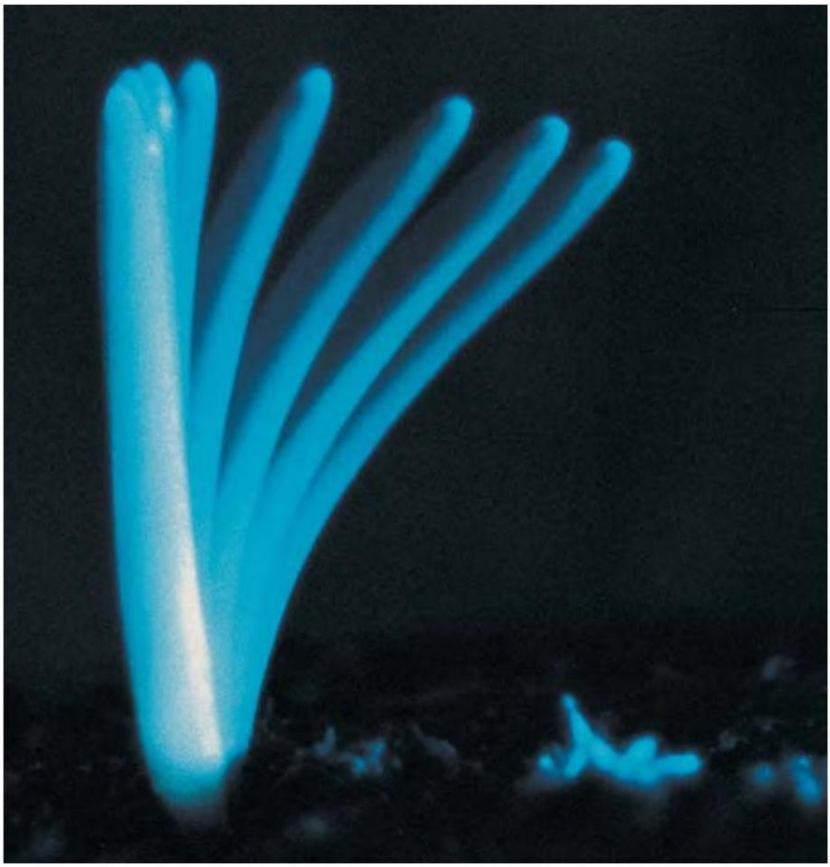
alta energia da luz UV.

448 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 16.1 A luz solar exerce múltiplas influências sobre as plantas, as quais expõem suas folhas à luz solar para transformar a energia solar em energia química. As plantas também usam a luz solar para uma ampla gama de sinais de desenvolvimento que otimizam a fotossíntese e detectam mudanças sazonais. Todas as respostas à luz (fotorrespostas) mencionadas anteriormente, incluindo as respostas à radiação UV, envolvem receptores que detectam comprimentos de onda específicos da luz e induzem alterações de desenvolvimento ou fisiológicas. Como visto no Capítulo 15, transdução de sinal hormonal envolve uma cadeia de reações que começa com um receptor hormonal e termina com uma resposta fisiológica. As moléculas receptoras que as plantas utilizam para detectar luz solar são denominadas fotorreceptores. Como receptores hormonais, os fotorreceptores respondem a um sinal, nesse caso a luz, dando início a reações de sinalização que geralmente envolvem um mensageiro secundário e cascatas de fosforilação (ver Figura 15.2). Neste capítulo, são discutidos os mecanismos de sinalização envolvidos no crescimento e no desenvolvimento regulados pela luz, com foco principalmente nos receptores de luz vermelha (620-700 nm), luz vermelho-distante (710-850 nm), luz azul (350-500 nm) e radiação UV-B (290-320 nm). Fotorreceptores vegetais Pigmentos, como clorofila e os pigmentos acessórios da fotossíntese, são moléculas que absorvem a luz visível em comprimentos de onda específicos e refletem ou transmitem os comprimentos de onda não absorvidos, que são percebidos como cores. Ao contrário dos pigmentos fotossintetizantes, os fotorreceptores absorvem um fóton Figura 16.2 Comparação de plântulas cultivadas na luz e plântulas cultivadas no escuro. (À esquerda) Plântulas de agrião cultivadas na luz. (À direita) Plântulas de agrião cultivadas no escuro. As plântulas cultivadas no escuro exibem estiolamento, caracterizado por hipocótilos alongados e falta de clorofila. de determinado comprimento de onda e usam a energia desse fóton como um sinal para iniciar uma fotorresposta. Com a exceção de UVR8 (discutido no final deste capítulo), todos os fotorreceptores conhecidos consistem em uma proteína mais um grupo prostético de absorção de luz (uma molécula não proteica ligada à proteína fotorreceptora) chamado de cromóforo. Como será visto mais tarde, as estruturas das proteínas

dos diferentes fotorreceptores va

riam. Outros aspectos comuns dos fotorreceptores incluem sensibilidade à quantidade de luz (número de fótons), quaidade da luz (dependência do comprimento de onda e do espectro de ação associado), intensidade da luz e duração da exposição à luz. Em cada caso, a percepção da luz por otorreceptores específicos dá início a sinais celulares que, em última instância, regulam fotorrespostas específicas. Entre os fotorreceptores capazes de promover fotomorfogênese em plantas, os mais importantes são aqueles que absorvem as luzes vermelha e azul. Fitocromos são otorreceptores que absorvem as luzes vermelha e vermelho-distante mais fortemente (600-750 nm), mas também absorvem a luz azul (350-500 nm) e a radiação UV-A (320-400 nm). Os fitocromos medeiam muitos aspectos do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, tal como será descrito nos capítulos que se seguem. Três classes principais de fotorreceptores medeiam os efeitos da luz UV-A/ azul: os criptocromos, as fototropinas e a família ZEITLUPE (ZTL — do alemão, “câmera lenta”). Os criptocromos, como os fitocromos, desempenham um papel importante na fotomorfogênese da planta, enquanto as fototropinas regulam principalmente o fototropismo, os movimentos Ultravioleta Raios Tipo de radiação gama Raios X Infravermelho Micro-onda 449 Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar Figura 16.3 Fotografia em sequência temporal (time lapse) de um coleóptilo de milho (Zea mays) crescendo em direção a uma fonte unilateral de luz azul aplicada do lado direito. Na primeira imagem à esquerda, o coleóptilo tem aproximadamente 3 cm de comprimento. As exposições consecutivas foram feitas com intervalos de 30 minutos. Observe o ângulo crescente de curvatura à medida que o coleóptilo dobra. (Cortesia de M. A. Quifones.) dos cloroplastos e a abertura estomática. A família ZTL de fotorreceptores desempenha papéis na percepção do comprimento do dia e nos ritmos circadianos. Tal como no caso da sinalização hormonal, a sinalização luminosa em geral envolve interações entre múltiplos fotorreceptores e seus intermediários de sinalização. Por convenção, os fotorreceptores são designados em letras minúsculas (p. ex., phy, cry, phot) quando a holoproteína (proteína mais o cromóforo) é descrita, e em maiúsculas (PHY, CRY, PHOT) quando a apoproteína (proteína menos o cromóforo) é descrita. Para ser coerente com as convenções da genética, serão utilizadas maiúsculas em itálico (PHY, CRY, PHOT) para os genes que

codificam as apoproteínas dos fotorreceptores. Recentemente, um sistema único de fotorreceptores foi isolado em Arabidopsis, que é específico para a percepção de radiação ultravioleta (UV RESISTANCE LOCUS 8, ou UVR8) e responsável por várias respostas fotomorfogênicas induzidas por UV-B. O UVR8 é discutido no final do capítulo. As fotorrespostas são acionadas pela qualidade da luz ou das propriedades espectrais da energia absorvida Como no caso dos receptores hormonais (ver Capítulo 15), os diferentes sistemas de fotorreceptores das plantas são capazes de interagir uns com os outros, podendo ser difícil separar suas respostas específicas dentro do espectro solar completo, uma vez que muitos fotorreceptores podem estar absorvendo energia ao mesmo tempo. Por exemplo, o processo de desestiolamento, caracterizado pela produção de clorofila em plântulas cultivadas no escuro Figura 16.4 As plantas podem usar luz visível e radiações UV-A e UV-B como sinais de desenvolvimento (todos os comprimentos de onda em nm). Ondas de rádio

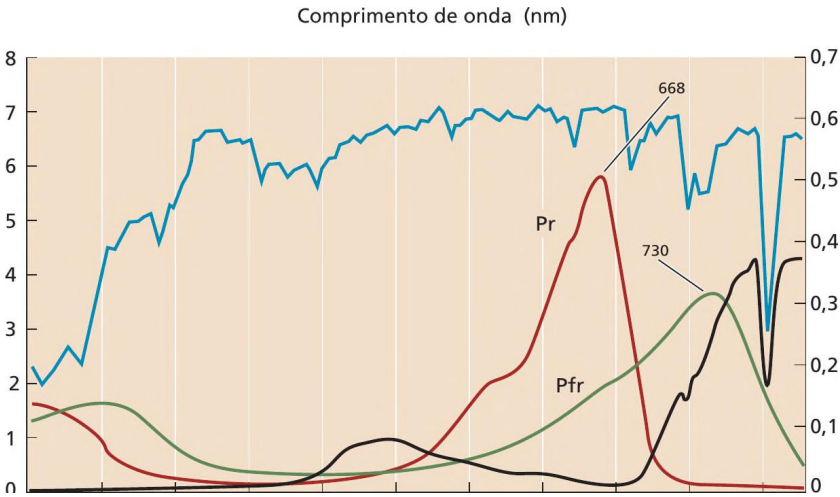


(estioladas) quando expostas à luz, resulta da ação conjunta do fitocromo que absorve a porção vermelha e do criptocromo que absorve a porção azul da luz solar. Como, então, podem ser distinguidas funcionalmente as respostas intrínsecas aos fotorreceptores individuais? Em muitos casos, uma contribuição da fotossíntese não pode ser excluída, uma vez que os pigmentos fotossintéticos também absorvem a luz vermelha e a luz azul. Para determinar quais comprimentos de onda de luz são necessários para produzir uma resposta da planta em particular, fotobiologistas (pesquisadores que estudam as respostas dos organismos à luz) normalmente produzem o que é conhecido como um espectro de ação. Os espectros de ação descrevem a especificidade do comprimento de onda de uma resposta biológica à luz solar. Cada fotorreceptor difere em sua composição e arranjo atômicos e, portanto, apresenta diferentes características de absorção. Como visto no Capítulo 7, um espectro de ação da fotossíntese é um gráfico que traça a magnitude de uma resposta à luz (fotossíntese) como uma função do comprimento de onda (ver Tópico 7.1 na internet para uma discussão detalhada da espectroscopia e dos espectros de ação). O espectro de ação da resposta pode ser comparado aos espectros de absorção dos possíveis fotorreceptores. Abordagens semelhantes foram utilizadas para identificar os fotorreceptores envolvidos nas rotas de sinalização. Por exemplo, a luz vermelha estimula a germinação de sementes de alface, e a luz vermelho-distante a inibe (Figura 16.5). Os espectros de ação para esses dois efeitos antagonistas da luz sobre a germinação de sementes de Vermelho VermelhoFigura 16.5 A germinação de sementes de alface é uma resposta fotorreversível típica controlada pelo fitocromo. A luz vermelha promove a germinação das sementes, porém seu efeito é revertido pela luz vermelho-distante. Sementes embebidas (umedecidas) foram submetidas a tratamentos alternados de luz vermelha seguida de luz vermelho-distante. O efeito do tratamento de luz depende do último tratamento aplicado. Pouguíssimas sementes germinaram após o último tratamento com luz vermelho-distante. -distante Arabidopsis são mostrados na Figura 16.6A. A estimulação mostra um pico na região do vermelho (660 nm), enquanto a inibição tem um pico na região do vermelho-distante (720 nm). Quando os espectros de absorção de cada uma

das duas formas do fitocromo (Pr e Pfr) são medidos separadamente em um espectrofotômetro concebido para estudar moléculas fotorreversíveis, eles correspondem estreitamente ao espectro de ação para a estimulação e a inibição da germinação de sementes, respectivamente (Figura 16.6B). Conforme discutido a seguir, a estreita correspondência entre os espectros de ação e absorção do fitocromo não só confirmou sua identidade como o fotorreceptor envolvido na regulação da germinação de sementes, mas também demonstrou que a reversibilidade vermelho/vermelho-distante de germinação das sementes é devida à fotorreversibilidade do próprio fitocromo. Do mesmo modo, os espectros de ação para o fototropismo estimulado por luz azul, os movimentos estomáticos e outras respostas-chave de luz azul exibem um pico na região da UV-A (370 nm) e um pico na região do azul (cerca de 410-500 nm) que tem uma estrutura fina característica de “três dedos” (Figura 16.7A), sugerindo um fotorreceptor comum. O espectro de absorção para o domínio LOV2 da fototropina, que contém o cromóforo flavina mononucleotídeo (FMN, flavin mononucleotide), é idêntico ao espectro de ação para o fototropismo (Figura 16.7B), coerente com a atuação da fototropina como o fotorreceptor para essas respostas. O mecanismo de ação da fototropina é discutido mais adiante neste capítulo. As respostas das plantas à luz podem ser distinguidas pela quantidade de luz requerida As respostas à luz também podem ser distinguidas pela quantidade de luz necessária para induzi-las. A quantidade de luz é referida como fluência, definida como o número de fótons atingindo uma unidade de área de superfície. Fluência total = taxa de fluência x o período de tempo (duração) da irradiação. Observe que essa fórmula envolve dois componentes: o número de fótons incidentes em qualquer momento e a duração da exposição. As

451 Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar Estimulação Inibição Espectro de ação para a inibição da germinação de sementes (A) 100 EA) fa E (4º) o 80ES E «o 60F- Espectro de ação Rs para a estimulação o) da germinação “ce e 40r de sementes Seco “4 su Sra o E uu 20 0 | I I I 350 400 450 500 550 600 (B) — Fluxo de fótons (umol m2 s! nm!) 650 750 800 av opSIos: 400 440 480 520 560 600 640 Comprimento de onda (nm) Espectro visível Figura 16.6 O espectro de ação do funcionamento do fitocromo iguala-se a seu espectro de absorção. (A) Espectros de ação para a estimulação e a inibição fotorreversível da germinação de sementes em Arabidopsis. (B) Os espectros de absorção de fitocromos purificados de aveia, nas formas Pr (linha vermelha) e Pfr (linha verde), sobrepõem-se. No topo do dossel, há uma distribuição relativamente uniforme de luz no espectro visível (linha azul), porém, unidades-padrão para fluência são micromoles de quanta (fótons) por metro quadrado (mol m?. Algumas respostas são sensíveis não só à fluência total, mas também à irradiância (taxa de fluência) da luz. As unidades de irradiância são micromoles de quanta por metro quadrado por segundo (umol ms». (Para definições deste e de outros termos usados na medição da luz, ver Capítulo 9 e Tópico 9.1 na internet.) Uma vez que respostas fotoquímicas são estimuladas apenas quando um fóton é absorvido por seu fotorreceptor, pode haver uma diferença entre a irradiação incidente e a absorção. Por exemplo, na fotossíntese, a eficiência sob um dossel denso, a maior parte da luz vermelha é absorvida pelos pigmentos das plantas, resultando em uma transmitância de luz vermelho-distante na maior parte. A linha preta mostra as propriedades espectrais da luz que é filtrada pelas folhas. Assim, as proporções relativas de Pr e Pfr são determinadas pelo grau de sombreamento vegetativo no dossel. (A de Shropshire et al., 1961; B segundo Kelly e Lagarias, 1985, cortesia de Patrice Dubois.) quântica aparente é avaliada como a taxa de transporte de elétrons ou assimilação total de carbono em função da radiação fotossinteticamente ativa (PAR, photosynthetically active radiation) incidente. Entretanto, essa medida subestima a eficiência quântica real, porque nem todos os fótons incidentes são absorvidos. Essa advertência também é importante na avaliação da dose-resposta das respostas fotomorfogênicas das plantas à luz vermelha ou azul, porque grande parte da luz é absorvida pela clorofila. O mesmo princípio se aplica às respostas à radiação UV, uma vez que a

epiderme pode absorver pouco menos de 100% da radiação UV incidente. Assim, a quantidade de radiação



452 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento s Região de UV-A do espectro Região azul do espectro e Curvatura por fóton, relativo a 436 nm ou I I I I I I | I I 300 320 340 360 380 400 420 440 460 480 500 Comprimento de onda (nm) (2) — 2 Domínio LOV2 da fototropina E e DB o [go] “ 2 o) < l l l l 300 350 400 450 500 Comprimento de onda (nm) necessária para induzir uma fotorresposta pode ser muito elevada com base na quantidade de radiação incidente necessária, ou muito baixa com base na absorção real de fótons pelo fotorreceptor. Fitocromos Os fitocromos foram identificados pela primeira vez em plantas superiores como os fotorreceptores responsáveis pela fotomorfogênese em resposta às luzes vermelha e vermelho-distante. No entanto, eles são membros de uma família de genes presentes em todas as plantas terrestres, e também foram encontrados em algas estreptófitas (streptophyta), cianobactérias, outras bactérias, fungos e diatomáceas. Por exemplo, as proteínas bacterianas semelhantes ao fitocromo (BphPs, bacterial phytochrome-like proteins) regulam a biossíntese do aparelho fotossintético em Rhodopseudomonas palustris e de pigmentos em Deinococcus radiodurans e Rhodospirillum centenum. O fitocromo do fungo filamentoso Aspergillus nidulans parece desempenhar um papel no desenvolvimento sexual. Essas funções de fitocromos bacterianos e fúngicos são, portanto, conceitualmente análogas à fotomorfogênese nas plantas floríferas. Visto que nem a luz vermelha nem a luz vermelho-distante penetram a profundidades superiores a alguns metros na água, o fitocromo poderia ser menos útil como] 550 Figura 16.7 O espectro de ação do fototropismo iguala-se ao espectro de absorção do domínio LOV de percepção de luz da fototropina. (A) Espectro de ação para o fototropismo estimulado pela luz azul em coleóptilos de aveia. O padrão de “três dedos” na região dos 400 a 500 nm é característico de respostas específicas à luz azul. (B) Espectro de absorção do domínio LOV2 da fototropina. (A de Thimann e Curry, 1960; B de Swartz et al., 2001.) um fotorreceptor para os organismos aquáticos. No entanto, estudos recentes têm mostrado que diferentes fitocromos de algas podem perceber a luz laranja, a luz verde ou até mesmo a luz azul. Isso sugere que fitocromos têm o potencial de serem espectralmente afinados durante a seleção natural para absorver diferentes comprimentos de onda. O fitocromo é o fotorreceptor primário para as luzes vermelha e

vermelho-distante O fitocromo é uma proteína ciano-azul (a meio caminho entre verde e azul) ou ciano-verde com uma massa molecular de cerca de 125 quilodáltons (kDa). Muitas das propriedades biológicas do fitocromo foram estabelecidas na década de 1930 por meio de estudos de respostas morfogênicas induzidas pela luz vermelha, em especial a germinação de sementes. Um avanço-chave na história do fitocromo foi a descoberta de que os efeitos da luz vermelha (620-700 nm) poderiam ser revertidos por uma irradiação subsequente com luz vermelho-distante (710-850 nm). Esse fenômeno foi demonstrado pela primeira vez na germinação de sementes de alface (ver Figura 16.5), mas também foi observado no crescimento da haste e das folhas, bem como na indução floral e em outros fenômenos de desenvolvimento (Tabela 16.1). A reversibilidade das respostas do vermelho e do vermelho-distante levou à descoberta de que um único fotorreceptor fotorreversível, fitocromo, é o responsável por ambas as atividades. Posteriormente, foi demonstrado que as duas formas do fitocromo poderiam ser distinguidas espectroscopicamente (ver Figura 16.6B). O fitocromo pode se interconverter entre as formas Pr e Pfr Em plântulas cultivadas no escuro ou estioladas, o fitocromo está presente na forma que absorve a luz vermelha, sendo referido como Pr. Essa forma inativa de coloração ciano-azul é convertida pela luz vermelha em uma forma que absorve luz vermelho-distante chamada de Pfr, que é de cor ciano-verde pálido e considerada a forma ativa do fitocromo. Pfr pode voltar à forma inativa Pr no escuro, mas esse processo é relativamente lento. No entanto, Pfr pode ser rapidamente convertido em Pr por irradiação com luz vermelho-distante. Essa propriedade de conversão e reconversão, denominada fotorreversibilidade (também referida como fotocromismo), é a característica mais marcante do fitocromo e pode ser medida in vivo ou in vitro

TABELA 16.1 superiores e inferiores Grupo Gênero Angiospermas Lactuca (alface) Semente Avena (aveia) Plântula (estiolada) Sinapis (mostarda) Plântula Pisum (ervilha) Adulto Xanthium (cardo) Adulto Gimnospermas Pinus (pinheiro) Plântula Pteridófitas Onoclea (samambaia) Gametófito jovem Briófitas Polytrichum (musgo) Protonema Clorófitas Mougeotia (alga) Gametófito maduro com resultados quase idênticos. Com frequência, isso é esquematizado da seguinte forma: Luz vermelha ro Fr Luz vermelho-distante A fotorreversibilidade é, portanto, uma característica definidora dos fitocromos. Mesmo fitocromos de algas com picos de absorção nas regiões de laranja, verde ou azul do espectro exibem fotorreversibilidade em um comprimento de onda diferente. É importante observar que o pool de fitocromo nunca está totalmente convertido às formas Pfr ou Pr após irradiação com luz vermelha ou vermelho-distante, porque os espectros de absorção dessas formas se sobrepõem. Assim, quando as moléculas do Pr são expostas à luz vermelha, a maior parte delas absorve os fótons e é convertida em Pfr, porém parte do Pfr produzido também absorve a luz vermelha e é convertida de volta a Pr (ver Figura 16.6B). A proporção de fitocromo na forma Pfr, após saturação com luz vermelha, é de aproximadamente 88%. De modo similar, a pouguíssima quantidade de luz vermelho-distante absorvida pelo Pr torna impossível a conversão completa do Pfr em Pr pela luz vermelho-distante de espectro amplo. Em vez disso, é atingido um equilíbrio de 98% de Pr e de 2% de Pfr. Esse equilíbrio é denominado estado fotoestacionário. O Pfr é a forma fisiologicamente ativa do fitocromo Como as respostas do fitocromo são induzidas pela luz vermelha, elas poderiam, em teoria, resultar do aparecimento da forma Pfr ou do desaparecimento da forma Pr. Na maioria dos casos estudados, há uma relação quantitativa entre a magnitude da resposta fisiológica e a quantidade de Pfr gerado pela luz, porém não existe essa relação entre a resposta fisiológica e a perda de Pr. Evidências desEstágio de desenvolvimento Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 453 Respostas fotorreversíveis típicas induzidas pelo fitocromo em várias plantas Efeito da luz vermelha Promove a germinação Promove o desestiolamento (p. ex., o desenrolamento foliar) Promove a formação do primórdio foliar, o desenvolvimento das folhas primárias e a produção de antocianinas Inibe o alongamento de entrenó Inibe o florescimento (resposta

fotoperiódica) Aumenta a taxa de acumulação de clorofila Promove o crescimento Promove a replicação dos plastídios Promove a orientação dos cloroplastos em relação à luz fraca direcional se tipo levaram à conclusão de que o Pfr é a forma fisiologicamente ativa do fitocromo. O uso de luz vermelha (R) e vermelho-distante (FR) de bandas de comprimento de onda estreitas foi o ponto central para a descoberta e o isolamento definitivo do fitocromo. Entretanto, diferente das plantas utilizadas em experimentos de fotobiologia em laboratório, uma planta que cresce no ambiente externo nunca estará exposta à luz puramente “vermelha” ou “vermelho-distante”. Na natureza, as plantas estão expostas a um espectro de luz muito mais abrangente, e é sob essas condições que o fitocromo necessita operar para regular as respostas de desenvolvimento a alterações no ambiente de luz. Com efeito, como mostrado na Figura 16.6B, o dossel em si pode ter um efeito dramático sobre a quantidade e a qualidade da luz incidente que atinge plantas individuais. De particular importância é a razão R:FR, que é fortemente afetada pela presença de um dossel, porque a clorofila absorve a luz vermelha, mas não a vermelho-distante. Assim, como será discutido no Capítulo 18, as plantas que crescem debaixo de um dossel usam o fitocromo para perceber a razão R:FR na regulação de processos tais como evitamento da sombra, interações competitivas e germinação das sementes. Tanto o cromóforo como a proteína do fitocromo sofrem alterações conformacionais em resposta à luz vermelha O fitocromo na forma dimérica funcionalmente ativa é uma proteína solúvel com uma massa molecular de cerca de 250 kDa. A origem evolutiva do fitocromo é muito antiga, datando de épocas anteriores ao aparecimento dos eucariotos. Fitocromos bacterianos são histidina quinases dependentes da luz que funcionam como proteínas sensoriais que fosforilam proteínas reguladoras de resposta correspondentes (ver Capítulo 15). No entanto, como discutido a seguir, os fitocromos parecem carecer de um domínio funcional de histidina quinase, que é característico de sistemas de dois componentes bacterianos.

Cromóforo: fitocromobilina A. já Y COOoH COooH 8 Pr E (660 nm) Uv Ke) + Es o e io) o Rig U S jo) Isômero cis H3c H Vermelho | T vermenno-istone COooH COooH I aro Pfr His (730 nm) I Ser | R Cys 259 18 y o His H I Leu H3€ o Em a Isômero trans Nas plantas superiores, o cromóforo do fitocromo é um tetrapirrol linear chamado fitocromobilina (Figura 16.8). A fitocromobilina é sintetizada no interior de plastídios e derivada do heme por uma rota que se ramifica a partir da rota de biossintética da clorofila. Ela é exportada do plastídio para o citosol, onde autocataliticamente se liga à apoproteína PHY por uma ligação tioéter a um resíduo de cisteína. (Ligações tioéter são éteres em que o oxigênio está substituído por um átomo de enxofre: R'-S-R?) Existem cinco isoformas de fitocromo em angiospermas (phyA-B), com cada uma das isoformas codificadas por um gene separado e cada uma desempenhando um papel único no desenvolvimento. Em Arabidopsis, todas as cinco estão presentes, enquanto apenas três estão presentes no arroz e apenas duas em choupo. A Figura 16.9A ilustra vários dos domínios estruturais no fitocromo. A metade N-terminal do fitocromo contém um domínio PAS, um domínio GAF com atividade bilina liase, que se liga ao cromóforo, e o domínio PHY, que estabiliza o fitocromo na forma Pfr. Os domínios PAS-GAF-PHY compreendem a região de ligação ao cromóforo, fotossensora do fitocromo. Uma região “dobradiça” separa as metades N-terminal e C-terminal da molécula. A jusante das regiões “dobradiças”, existem duas repetições do domínio relacionado ao PAS (PRD, de PAS-related domain) que medeiam a dimerização do fitocromo. O domínio PRD tem sido implicado em destinar a forma Pfr do phyB para o núcleo, embora careça de um sinal de localização nuclear (NLS, nuclear localization signal) canônico. A região C-terminal dos fitocromos contém um Figura 16.8 Estrutura das formas Pr e Pfr do cromóforo (fitocromobilina) e a região do peptídeo ligada ao cromóforo por meio de uma ligação tioéter. O cromóforo é submetido a uma isomerização cis-trans no carbono 15 em resposta às luzes vermelha e vermelho-distante. (Cortesia de Clark Lagarias.) domínio relacionado com a histidina quinase (HKRD, histidine kinase-related domain). No entanto, como observado anteriormente, os fitocromos de plantas superiores, ao contrário dos fitocromos bacterianos, não possuem um domínio

histidina quinase funcional. Uma comparação das estruturas do domínio do fitocromo das plantas com os fitocromos procarióticos Cph1 (fitocromo de cianobactéria 1, cyanobacterial phytochrome 1) e BphPs (proteínas bacterianas semelhantes ao fitocromo) realça várias diferenças entre fitocromos de plantas e procarióticos, incluindo a ausência dos dois domínios PRDs e a presença do domínio HKRD no lugar de um domínio funcional de histidina quinase de procariotos (ver Figura 16.104). Embora todos os fitocromos contenham cromóforos tetrapirrol, a fitocromobilina difere dos cromóforos procarióticos nos grupos químicos ligados aos anéis tetrapirrol (ver Ensaio 16.1 na internet). A exposição da forma Pr do fitocromo à luz vermelha provoca alterações estruturais em escala atômica no cromóforo fitocromobilina: o cromóforo Pr sofre uma isomerização cis-trans entre os carbonos 15 e 16 e rotação da ligação simples C14-C15 (ver Figura 16.8). A mudança no cromóforo leva ao rearranjo de elementos cruciais da estrutura secundária na proteína. A estrutura cristalina da metade N-terminal de detecção de luz do phyB de Arabidopsis é mostrada na Figura 16.9B. Dois elementos estruturais que parecem ser importantes para a fotoconversão de Pr em Pfr são a região do grampo e a espinha helicoidal. Com base em estudos com o fitocromo bacteriano de Deinococcus radiodurans e o fitocromo de Arabidopsis, um modelo de alternância (toggle model) foi proposto para a interconversão do fitocromo, como ilustrado na Figura 16.9C. De acordo com o modelo, a estrutura da região do grampo P do Pr é alterada para uma q hélice durante a conversão do Pr em Pfr, que inicia outras alterações conformacionais na proteína. No entanto, por causa das diferenças significativas entre os cromóforos e as estruturas do domínio de fitocromos bacterianos e de plantas, são necessários mais estudos para confirmar o modelo de alternância. O Pfr está particionado entre o citosol e o núcleo No citosol, as holoproteínas do fitocromo dimerizam no estado inativo Pr (Figura 16.10). A conversão de Pr em Pfr por luz vermelha está associada a uma alteração conformacional no dímero que ainda está por ser resolvida. Tanto phyA quanto phyB movimentam-se do citosol para o núcleo de uma forma dependente da luz (Figura 16.11), mas o fazem por diferentes mecanismos. Nem o phyAÃ nem o phyB contêm um NLS canônico. O domínio PRD

Porção N-terminal Porção C-terminal (A) NTV SN Fitocromo CEE COUNT das plantas PóBr N Cph1 d CPASICGADEHY) ç oba miados + (CBS ao BphP de bactérias (es rei (Ca +.c bs) N (o) Pr Vermelho Domínio de GAF Vermelho-distante Figura 16.9 Domínios do fitocromo e suas funções. (A) Representação esquemática de um fitocromo de planta (PHY), procariótico Cph1 (fitocromo de cianobactéria 1) e BphP (proteína bacteriana semelhante ao fitocromo). O cromóforo é ligado a resíduos de cisteína nas proteínas por uma ligação tioéter (-S—). Observe que o resíduo de cisteína que forma a ligação se situa no domínio de GAF em fitocromos canônicos como PHY e Cph1, enquanto está localizado no prolongamento N-terminal em fitocromos bacterianos tipo BphP. NT, extensão N-terminal; HK, domínio de histidina quinase; HKRD, domínio relacionado à histidina quinase. (B) Diagrama da fita do N-terminal, metade de detecção da luz da forma Pr do dímero PhyB de Arabidopsis. Os três domínios são coloridos como do phyB pode potencialmente servir como um NLS, mas parece mascarado sob a forma Pr. A conversão de Pr em Pfr pela luz vermelha pode expor o NLS funcional do PRD do phyB, facilitando a importação do phyB para o núcleo. Por outro lado, o PRD do phyA não pode funcionar como um NLS, sendo, portanto, dependente de outras proteínas, tais como FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL1 (FHY1) e 455 Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar helicoidal Pfr p3 segue: PAS, azul; GAF, verde; PHY, laranja. O cromóforo fitocromobilina (P$B) é indicado em azul-claro. (C) Modelo de alternância para a mudança conformacional, induzida pela luz, de Pr para Pfr. A rotação induzida pela luz vermelha do anel D do cromóforo faz o grampo f se tornar helicoidal e exercer uma tensão na espinha helicoidal. B2 no grampo B muda de conformação a uma a-hélice depois da rotação. O cromóforo é vermelho; as tirosinas (Y) nos hexágonos e histidina (H) próximas do cromóforo giram em direções opostas a partir do anel D, durante a mudança conformacional. As letras na parte (C) referem-se aos aminoácidos. Por exemplo, “FXE” significa “fenilalanina-qualquer resíduo-glutamato”. (B e € de Burgie et al., 2014.) seu homólogo tipo FHY1 (FHL, de FHNY-like), para transportá-lo para dentro do núcleo (ver Figura 16.10). Uma vez no núcleo, os fitocromos interagem com os reguladores transcricionais para mediar as mudanças na transcrição gênica. Portanto, uma

função importante do fitocromo é servir como um interruptor ativado pela luz, para realizar alterações globais na transcrição gênica. En

456 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Citosol Heme Biliverdina Plastídio Fitocromobilina (P4B) Região de articulação 1. O cromóforo P4B liga-se ao domínio Hooc CooH GAF em um resíduo de cisteína conserva- Pr do para produzir a holoproteína. Vermelho-distante Vermelho 2. Após a ativação pela luz vermelha, o anel D do PóB gira, causando uma mudança conforma- 7) ÉS cional na holoproteína e expondo a sequência de localização nuclear (NLS) dentro dos PRDs do phyB. A proteína FHY fornece o NLS para o phya. 3. A maior parte do HOOC COOH pool de fitocromo é movida para o núcleo, Pfr onde regula a expressão gênica. O fluxo de íons altera Núcleo TN DNA o potencial de membrana Expressão gênica 4. Um pequeno pool E 9 de fitocromo permanece no citosol, onde medeia Fot rfogê respostas rápidas. (exito) TA Qi Figura 16.10 Após a síntese da fitocromobilina no plastídio e a montagem com a apoproteína (1), o fitocromo é ativado pela luz vermelha (2) e migra para o núcleo (3) para modular a expressão gênica. Um pequeno pool de fitocromo permanece no citosol, onde pode regular alterações bioquímicas rápidas (4). Enquanto o phyB tem seu próprio sinal de localização nuclear, o phyA necessita da proteína FHY1 para entrar no núcleo. Vários domínios conservados dentro do fitocromo são apresentados: PAS, GAF (contém o domínio bilina liase), PHY, PRD (domínio relacionado ao PAS) e HKRD (domínio relacionado à histidina quinase). P4B, fitocromobilina. (De Montgomery e Lagarias, 2002.) (A) phyA-GFP (B) phyB-GFP Figura 16.11 Localização nuclear das proteínas de fusão phy-GFP, em células epidérmicas de hipocótilos de Arabidopsis. Células de plantas transgênicas de Arabidopsis expressando phyA-GFP (A) ou phyB-GFP (B) foram colocadas à luz vermelho-distante contínua (A) ou luz branca (B) e observadas sob um microscópio de fluorescência. Somente os núcleos são visíveis, demonstrando que os tratamentos de luz induzem a acumulação nuclear das proteínas de fusão phy-GFP. No escuro, o phy está ausente do núcleo. Esses resultados indicam um papel para a partição nuclear/citoplasmática no controle da sinalização pelo fitocromo. Os menores pontos verdes brilhantes dentro do núcleo em B são chamados de speckles (pontinhos). O número e o tamanho desses speckles têm sido correlacionados com a responsividade à luz. (De Yamaguchi et al., 1999, cortesia de A. Nagatani.)

tretanto, como discutido a seguir, várias respostas do fitocromo, como a inibição do alongamento do caule, ocorrem extremamente rápido, dentro de minutos ou mesmo segundos após a exposição à radiação vermelha ou vermelho-distante. Desse modo, os fitocromos também podem ter papéis importantes no citosol, regulando potenciais de membrana e fluxo de íons em resposta às luzes vermelha e vermelho-distante (ver Figura 16.10). Respostas do fitocromo A diversidade de respostas diferentes induzidas pelo fitocromo em plantas intactas é extensa em termos de tipos de respostas (ver Tabela 16.1) e de quantidade de luz necessária para induzi-las. Um panorama dessa diversidade mostrará quanto diversamente os efeitos de um único fotoevento — a absorção da luz pelo Pr — são manifestados na planta. Para facilitar a discussão, as respostas induzidas pelo fitocromo podem ser agrupadas em dois tipos: * Eventos bioquímicos rápidos * Mudanças morfológicas mais lentas, incluindo movimentos e crescimento Algumas das reações bioquímicas iniciais afetam respostas tardias de desenvolvimento. A natureza desses eventos bioquímicos iniciais, que compreendem rotas de transdução de sinal, será tratada em detalhe mais adiante neste capítulo. Aqui, são focalizados os efeitos do fitocromo sobre as respostas da planta como um todo. Conforme será visto, essas respostas podem ser classificadas em vários tipos, dependendo da quantidade e da duração da luz exigida e de seus espectros de ação. As respostas do fitocromo variam em período de atraso (lag time) e tempo de escape Respostas morfológicas à fotoativação do fitocromo com frequência são observadas visualmente após um período de atraso (lag time) — o tempo entre a estimulação e a observação da resposta. Esse tempo pode ser muito breve, apenas alguns minutos, ou durar várias semanas. Essas diferenças no tempo de resposta resultam de múltiplas rotas de transdução de sinal que operam a jusante (downstream) da sinalização do fitocromo, bem como de interações com outros mecanismos de desenvolvimento. As respostas mais rápidas em geral são os movimentos reversíveis das organelas (ver Tópico 16.1 na internet) ou as alterações reversíveis de volume nas células (expansão ou encolhimento), mas mesmo algumas respostas de crescimento são extraordinariamente rápidas. Por exemplo, a inibição da taxa de alongamento do caule pela luz vermelha no quenopódio-branco (Chenopodium album) e Arabidopsis é observada dentro de minutos após o aumento da

proporção de Pfr para Pr no caule. Entretanto, períodos de atraso de várias semanas para a indução do florescimento são observados em Arabidopsis e outras espécies. A diversidade nas respostas do fitocromo também pode ser vista no fenômeno chamado de escape da fotorreversibilidade. Os eventos induzidos pela luz vermelha 457 Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar são reversíveis pela luz vermelho-distante apenas por um período limitado, após o qual se diz que a resposta "escapou" do controle da reversão pela luz. Esse fenômeno de escape pode ser explicado por um modelo com base na suposição de que respostas morfológicas controladas pelo fitocromo resultam de uma sequência de múltiplas etapas de reações bioquímicas nas células atingidas. Os estágios iniciais nessa sequência podem ser completamente reversíveis pela remoção do Pfr, mas, em algum local na sequência, é atingido um ponto em que não há retorno (point ofno return), além do qual as reações prosseguem irreversivelmente em direção à resposta. Por isso, o tempo de escape representa a quantidade de tempo existente antes que a sequência total de reações se torne irreversível; essencialmente, o tempo que leva para o Pfr completar sua ação primária. O tempo de escape para diferentes respostas varia extraordinariamente, de menos de 1 minuto até horas. As respostas do fitocromo são classificadas em três categorias principais com base na quantidade de luz requerida Como mostra a Figura 16.12, as respostas do fitocromo caem em três categorias principais com base na quantidade de luz que elas exigem: respostas à fluência muito baixa (VLFRs, very low fluence responses), respostas à baixa fluência (LFRs, low-fluence responses) e respostas à alta irradiância (HIRs, high-irradiance responses). VLFRs e LFRs possuem uma faixa característica de fluências de luz, dentro da qual a magnitude da resposta é proporcional à fluência. HIRs, por outro lado, são proporcionais à irradiância. VLFR: ; LFR: Rá reciprocidade se reciprocidade se aplica," | aplica, não reversível oversível por FR vo si por FR nei at HIR: Dependente da taxa de fluência, longa irradiação é requerida, e não fotorreversível, reciprocidade não se aplica Resposta relativa ————» -8 —6 4 —2 0 2 4 6 8 10 Log fluência (umol mr?) Figura 16.12 Trêstipos de respostas do fitocromo, com base em sua sensibilidade à fluência. As magnitudes relativas das respostas representativas estão plotadas no gráfico em relação às fluências crescentes de luz vermelha. Curtos pulsos de luz ativam as respostas à fluência muito baixa (VLFRs) e respostas à

baixa fluência (LFRs). Visto que as respostas à alta irradiância (HIRs) são proporcionais à irradiância, bem como à fluência, os efeitos de três irradiâncias diferentes fornecidas continuamente são ilustrados (l, > |, > |;). (De Briggs et al., 1984.)

RESPOSTAS À FLUÊNCIA MUITO BAIXA (VLFRs) Algumas respostas do fitocromo podem ser iniciadas por fluências baixas de até 0,0001 pmol m”? (alguns segundos sob o brilho das estrelas ou um décimo da quantidade de luz emitida por um vagalume em um único flash) e tornam-se saturadas (i.e., atingem um máximo) por volta de 0,05 mol m”?. Por exemplo, as sementes de Arabidopsis podem ser induzidas a germinar com luz vermelha na faixa de 0,001 a 0,1 ymol m?. Em plântulas de aveia cultivadas no escuro, a luz vermelha pode estimular o crescimento do coleóptilo e inibir o crescimento do mesocótilo (o eixo alongado entre o coleóptilo e a raiz), sob fluências baixas semelhantes. (As implicações ecológicas da VLFR na germinação de sementes são discutidas no Ensaio 16.1 na internet. As VLFRs não são fotorreversíveis. A pouquíssima quantidade de luz necessária para induzir as VLFRs converte menos de 0,02% do fitocromo total em Pfr. Como a luz vermelho-distante, que normalmente inverteria um efeito de luz vermelha, converte apenas 98% do Pfr em Pr (como discutido anteriormente), cerca de 2% do fitocromo permanecem como Pfr — significativamente mais do que o 0,02% necessário para induzir as VLFRs. Em outras palavras, a luz vermelho-distante não pode reduzir a concentração de Pfr abaixo de 0,02%, de modo que ela é incapaz de inibir as VLFRs. Embora as VLFRs não sejam fotorreversíveis, os espectros de ação para VLFRs (p. ex. a germinação de sementes) são semelhantes aos das LFRs (discutidos a seguir), que apoiam a visão de que o fitocromo é o fotorreceptor envolvido em VLFRs. Essa hipótese foi confirmada usando mutantes com deficiência de fitocromo, conforme descrito posteriormente neste capítulo. RESPOSTAS À BAIXA FLUÊNCIA (LFRs) Outro conjunto de respostas do fitocromo não pode ser iniciado antes de a fluência atingir 1,0 mol m?? e é saturado por volta de 1.000 umol m”?. Estas respostas de baixa fluência (LFRs) incluem processos como a promoção da germinação de sementes de alface, a inibição do alongamento do hipocótilo e a regulação dos movimentos foliares (ver Tabela 16.1). Como visto na Figura 16.6, o espectro de ação da LFR para a germinação das sementes de Arabidopsis inclui um pico principal para a estimulação na região do vermelho (660 nm) e um pico maior de inibição na região do vermelho-distante (720 nm). Tanto as VLFRs quanto as LFRs podem ser induzidas por breves pulsos de luz, uma

vez que a quantidade total de energia luminosa atinja o total de fluência requerido pela resposta. O total de fluência é uma função de dois fatores: a taxa de fluência (pmol m?s)eo tempo de irradiação. Assim, um breve pulso de luz vermelha induzirá uma resposta, desde que a luz seja intensa o suficiente; por outro lado, uma luz muito fraca irá funcionar se o tempo de irradiação for suficientemente longo. Essa relação recíproca entre a taxa de fluência e o tempo de irradiação é conhecida como lei da reciprocidade. Tanto as VLFRs quanto as LFRs obedecem a essa lei, isto é, a magnitude da resposta (p. ex. o percentual de germinação ou o grau de inibição do alongamento do hipocótilo) depende do produto da taxa de fluência e do tempo de irradiação. No entanto, a reciprocidade é válida apenas quando a absorção de fótons pelo fotorreceptor estudado é a etapa limitante da velocidade na resposta a ser estudada. A reciprocidade é confundida quando qualquer etapa entre a ativação do fotorreceptor e a resposta medida (p. ex. o alongamento do hipocótilo) torna-se limitante. Assim, o conceito de reciprocidade é difícil de demonstrar para muitas respostas. RESPOSTAS À ALTA IRRADIÂNCIA (HIRs) O terceiro tipo de resposta do fitocromo é denominado respostas à alta irradiância (HIRs), várias delas listadas na Tabela 16.2. As HIRs requerem uma exposição prolongada ou contínua à luz de irradiância relativamente alta. A resposta é proporcional à irradiância, até que a resposta sature e a luz adicional não tenha mais efeito (ver Tópico 16.2 na internet). A razão pela qual essas respostas são chamadas de respostas à alta irradiância em vez de respostas à alta fluência é que elas são proporcionais à taxa de fluência — o número de fótons atingindo o tecido vegetal por segundo — em vez de serem proporcionais à fluência — o número total de fótons que atinge a planta em um dado período de iluminação. As HIRs saturam em fluências muito mais altas do que as LFRs — pelo menos cem vezes maior. Visto que nem a exposição contínua à luz fraca nem a exposição transiente à luz brilhante podem induzir as HIRs, essas respostas não obedecem à lei da reciprocidade. Muitas das LFRs listadas na Tabela 16.1, em particular as envolvidas no desestiolamento, também se qualificam como HIRs. Por exemplo, em baixa fluência, o espectro de ação para a produção de antocianina em plântulas de mostarda-branca (Sinapis alba) é indicativo de fitocromo e apresenta um único pico na região vermelha do espectro. O efeito é reversível com a luz

vermelho-distante (uma propriedade fotoquímica única dos fitocromos), e a resposta obedece à lei da reciprocidade. Todavia, se as plântulas cultivadas no escuro são expostas à luz de alta irradiância por várias horas, o espectro de ação agora incluirá picos nas regiões do vermelho-distante e do azul, o efeito deixa de ser fotorreversível e a resposta torna-se proporcional à irradiância. Assim, o mesmo efeito pode ser tanto uma LFR quanto uma HIR, dependendo da história de TABELA 16.2 Algumas das respostas fotomorfogênicas das plantas induzidas pela alta irradiância Síntese de flavonoides, incluindo as antocianinas, em várias plântulas de dicotiledôneas e em segmentos de casca de maçã Inibição do alongamento do hipocótilo em plântulas de mostarda, alface e petúnia Indução do florescimento no meimendro-negro (Hyoscyamus) Abertura do gancho plumular na alface Crescimento dos cotilédones na mostarda Produção de etileno no sorgo

exposição de uma plântula à luz. Como será discutido a seguir, diferentes moléculas de fitocromo são responsáveis por esses vários tipos de resposta. O fitocromo A medeia respostas à luz vermelho-distante contínua Como observado anteriormente, Arabidopsis contém cinco genes que codificam fitocromos, PHYA a PHYE. Quatro dos cinco fitocromos, phyB a phyE, parecem, em sua maioria, estáveis à luz na planta e funcionam principalmente na regulação das LFRs e no evitamento de sombra envolvendo mudanças na razão R:FR. Por outro lado, o phyA é rapidamente degradado como Pfr e controla as respostas das plantas a VLFRs e as HIRs vermelho-distante. Estudos recentes sugerem que o phyB também é degradado no núcleo, junto com seus alvos PIF durante a sinalização. Assim, a reciclagem (turnover) do Pfr parece ser uma propriedade conservada dos fitocromos das plantas. Nos estudos iniciais de Arabidopsis, mutações em phyB foram identificadas em mutantes com alongamento do hipocótilo alterado sob luz branca contínua, coletivamente denominados mutantes hy. A luz branca contínua é detectada pelos fitocromos estáveis à luz, phyB a phyE. Uma vez que as HIRs vermelho-distante exigem fitocromo lábil à luz, suspeitou-se que o phyA deve ser o fotorreceptor envolvido na percepção da luz vermelho-distante contínua. Triagens de mutantes que não respondem à luz vermelho-distante contínua e, em vez disso, tornam-se altos e esguios levaram à identificação de mutantes phyA, bem como mutantes adicionais deficientes na formação do cromóforo, indicando que o phyA medeia a resposta à luz vermelho-distante contínua. Mutantes sem phyA também não conseguiram germinar em resposta a pulsos de luz com duração de milissegundos, mas mostraram uma resposta normal à luz vermelha na faixa de baixa fluência. Esse resultado demonstra que o phyA também funciona como o fotorreceptor primário para essa VLFR. Quando cultivados sob luz vermelha de alta fluência ($>$ 100 pmolm”? s?), os mutantes duplos phyA/phyB são mais alongados ainda do que os mutantes simples phyB. Também foi demonstrado que o phyA atua no controle do fotoperíodo para o florescimento em Arabidopsis e arroz. O fitocromo B medeia as respostas às luzes vermelha ou branca contínua A caracterização do mutante hy3 revelou um papel importante para o phyB no desestiolamento, uma vez que plântulas mutantes cultivadas em luz branca contínua apresentavam hipocótilos longos. O mutante phyB é deficiente em

clorofila e em alguns mRNAs que codificam proteínas do cloroplasto, e tem pouca capacidade de responder aos hormônios vegetais. Além de regular as HIRs mediadas pelas luzes branca e vermelha, o phyB parece também regular LFRs, como a germinação fotorreversível de sementes, o fenômeno que levou, originalmente, à descoberta do fitocromo. As sementes 459 Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar do tipo selvagem de Arabidopsis requerem luz para germinação, e a resposta revela reversibilidade vermelho/vermelho-distante na faixa de baixa fluência (ver Figura 16.64). Mutantes que não possuem o phyA respondem normalmente à luz vermelha, enquanto mutantes deficientes em phyB não são capazes de responder à luz vermelha de baixa fluência. Essa evidência experimental sugere fortemente que o phyB medeia a germinação fotorreversível de sementes. O phyB tem também um papel importante na regulação das respostas das plantas a tratamentos de sombra. Plantas deficientes em phyB com frequência se parecem com plantas do tipo selvagem que cresceram sob dossel denso. Na verdade, a mediação das respostas à sombra vegetativa, como a floração acelerada e o aumento do alongamento, pode ser um dos papéis ecológicos mais importantes do fitocromo (ver Capítulo 18). Os papéis dos fitocromos C, De E estão emergindo Embora phyA e phyB sejam as formas predominantes do fitocromo em Arabidopsis, phyC, phyD e phyE têm papéis específicos na regulação das respostas às luzes vermelha e vermelho-distante. A criação dos mutantes duplos e triplos tornou possível avaliar o papel relativo de cada fitocromo em uma dada resposta. Os phyD e phyE são estruturalmente similares ao phyB, mas não são redundantes funcionalmente. As respostas mediadas por phyD e phyE incluem o alongamento dos pecíolos e dos entrenós e o controle do período de florescimento (ver Capítulo 20). A caracterização de mutantes phyC em Arabidopsis sugere uma inter-relação complexa entre as rotas de resposta de phyC, phyA e phyB. Essa especialização na função dos genes do fitocromo provavelmente é importante na sintonia fina das respostas do fitocromo às alterações diárias e sazonais nos regimes de luz. Rotas de sinalização do fitocromo Todas as mudanças nas plantas reguladas por fitocromos iniciam com a absorção da luz pelo fotorreceptor. Após a absorção da luz, as propriedades moleculares do fitocromo são alteradas, afetando a interação da proteína do fitocromo com outros componentes celulares, o que, em última análise, provoca as mudanças no crescimento, no

desenvolvimento ou na posição de um órgão (ver Tabelas 16.1 e 16.2). Técnicas moleculares e bioquímicas estão ajudando a desvendar as etapas iniciais na ação do fitocromo e nas rotas de transdução de sinais que levam a respostas fisiológicas ou de desenvolvimento. Tais respostas enquadram-se em duas categorias gerais: e Fluxo de íons, que causa respostas de turgor relativamente rápidas. * Expressão gênica alterada, que tipicamente resulta em respostas mais lentas e de longo prazo. Nesta seção, são examinados os efeitos do fitocromo tanto na permeabilidade de membrana quanto na expressão gêni

460 Unidade Ill es Crescimento e Desenvolvimento ca, bem como a possível cadeia de eventos constituintes das rotas de transdução de sinais que produzem esses efeitos. O fitocromo regula os potenciais de membrana e os fluxos de íons O fitocromo pode alterar rapidamente as propriedades das membranas segundos após um pulso de luz. Essa modulação rápida foi medida em células individuais e tem sido inferida a partir dos efeitos das luzes vermelha e vermelho-distante sobre o potencial da superfície de raízes e coleóptilos de aveia, em que o atraso entre a produção de Pfr e a instalação de hiperpolarização mensurável (mudança no potencial de membrana) ocorre em segundos. As alterações no potencial elétrico de células envolvem mudanças no fluxo de íons através da membrana plasmática e sugerem que algumas das respostas citosólicas do fitocromo têm início na membrana plasmática ou próximo a ela (ver Tópico 16.3 na internet). Um enigma que perdura é como a alga verde filamentosa Mougeotia usa a luz vermelha para estimular o movimento rápido dos cloroplastos (ver Tópico 16.1 na internet). Em muitas espécies, inclusive em Arabidopsis, os movimentos dos cloroplastos são mediados pela luz azul mediante a ação das proteínas fotorreceptoras fototropinas. Em Mougeotia, os fotorreceptores que regulam os movimentos dos cloroplastos consistem em uma fusão entre o fitocromo e uma fototropina, conhecida como neocromo, e mostram a típica ligação bilina, bem como a reversibilidade vermelho/vermelho-distante. Assim, a Mougeotia parece ter desenvolvido a capacidade para explorar a luz vermelha como um sinal para induzir a resposta (movimento dos cloroplastos) que em geral é mediada pela luz azul. O fitocromo regula a expressão gênica Como sugere o termo fotomorfogênese, o desenvolvimento das plantas é profundamente influenciado pela luz. Caules alongados, cotilédones dobrados e a ausência de clorofila caracterizam o desenvolvimento de plântulas estioladas cultivadas no escuro. A inversão completa desses sintomas pela luz envolve grandes alterações de longo prazo no metabolismo que só podem ser provocadas por mudanças na expressão gênica. Os promotores vegetais regulados pela luz são semelhantes aos de outros genes eucarióticos: uma coleção de elementos modulares, o número, a posição, as sequências de flanqueamento e as atividades de ligação que podem levar a uma grande gama de padrões de transcrição. Não existe uma única

sequência de DNA ou proteína de ligação que seja comum a todos os genes regulados pelo fitocromo. Em princípio, pode parecer paradoxal que os genes regulados pela luz tenham essa gama de elementos reguladores, os quais, em qualquer combinação, podem conferir a expressão regulada pela luz. Entretanto, esse arranjo de sequências leva em conta a regulação diferencial de muitos genes, específica à luz e ao tecido, pela ação de fotorreceptores múltiplos. A estimulação e a repressão da transcrição pela luz podem ser muito rápidas, com períodos de atraso tão curtos quanto 5 minutos. Utilizando análise de microarranjos de DNA, podem ser monitorados os padrões globais de expressão gênica em resposta a mudanças na iluminação. (Para uma discussão sobre os métodos de análise transcricional, ver Tópico 2.4 na internet.) Esses estudos indicam que a importação pelo núcleo desencadeia uma cascata transcricional envolvendo milhares de genes que estão envolvidos no desenvolvimento fotomorfogênico. Pela monitoração desses perfis de expressão gênica ao longo do tempo, após a mudança das plantas do escuro para a luz, foram identificados os alvos tanto precoces como tardios da ação dos genes PHY, A importação nuclear de phyA e phyB é altamente correlacionada com a qualidade da luz que estimula suas atividades. Assim, a importação nuclear do phyA é ativada tanto pela luz vermelha ou vermelho-distante quanto pela luz de amplo espectro de baixa fluência, enquanto a importação do phyB é induzida pela exposição à luz vermelha e é reversível pela luz vermelho-distante. A importação nuclear das proteínas do fitocromo representa um dos principais pontos de controle na sinalização do fitocromo. Alguns desses produtos gênicos precoces, rapidamente regulados para cima (up-regulated) após uma mudança do escuro para a luz, são fatores de transcrição que ativam a expressão de outros genes. Os genes que codificam essas proteínas rapidamente reguladas para cima são chamados genes de resposta primária. A expressão dos genes de resposta primária depende de rotas de transdução de sinal (discutidas a seguir) e é independente da síntese proteica. Por outro lado, a expressão dos genes tardios, ou genes de resposta secundária, requer a síntese de novas proteínas. Os fatores de interação do fitocromo (PIFs) atuam cedo na sinalização Fatores de interação do fitocromo (PIFs, phytochrome interacting factors) são uma família de proteínas que atuam principalmente como reguladores negativos de respostas fotomorfogênicas. Um mutante

quádruplo que perturba as funções de vários membros da família PIF exibe desenvolvimento fotomorfogênico constitutivo quando as plantas são cultivadas no escuro. Os PIFs regulam vários aspectos da fotomorfogênese mediada pelo fitocromo, incluindo a germinação das sementes, a biossíntese de clorofila, o evitamento de sombra e o alongamento do hipocótilo. Os PIFs promovem o desenvolvimento estiolado no escuro (escotomorfogênese) principalmente por servirem como ativadores da transcrição de genes induzidos pelo escuro (Figura 16.134), e também pela repressão de alguns genes induzidos pela luz (Figura 16.13B). Em ambos os casos, a formação do Pfr induzida pela luz vermelha dá início à degradação de proteínas PIF pela fosforilação, seguida pela degradação via complexo do proteossomo (ver Capítulos 2 e 15). A rápida degradação dos PIFs pode proporcionar um mecanismo de modulação das respostas à luz que é rigidamente acoplado às atividades das proteínas phy. Os PIFs que interagem com phyA ou phyB definem pontos de ramificação nas redes de sinalização phy, en

(A) PIFs como ativadores transcricionais constitutivos no escuro Escuro Noite Sombra » y COR PIFs pelo PIF DNA Luz — DNA Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 461 Figura 16.13 Fatores de interação do fitocromo (PIFs) atuam como reguladores negativos da fotomorfogênese. (A) Em sua maioria, Os PIFs são ativadores constitutivos de genes expressos no escuro ou em O) resposta à sombra. Na luz, o Pfr promoGene induzido ve a degradação dos PIFs, bloqueando a pelotas transcrição de genes da escotomorfogêE = E E] = = G/PBE-box Ly (B) PIFs como repressores transcricionais constitutivos no escuro Escuro Noite Sombra No G/ PBE-box L | Gene reprimido DNA Ceres) pelo PIF E TTTT——o— oÕOOOOO JM G/PBE-box L 4 quanto as proteínas que interagem com phyA e phyB provavelmente representam pontos de convergência. Um desses fatores mais extensivamente caracterizados é o PIF3, um fator de transcrição hélice-alça-hélice básico (DHLH, de basic helix-loop-helix) que interage com phyA e phyB. O PIF3 e vários PIFs relacionados ou proteínas do tipo PIF (PILs, PIF-like proteins) são particularmente notáveis, pois ao menos cinco membros dessa família de genes interagem seletivamente com fitocromos em sua conformação ativa Pfr. O fato de essas proteínas estarem localizadas no núcleo e poderem se ligar ao DNA sugere uma associação íntima entre o fitocromo e a transcrição gênica. A sinalização pelo fitocromo envolve a fosforilação e a desfosforilação de proteínas Um grupo de proteínas dos substratos da quinase do fitocromo (PKS, phytochrome kinase substrate) associadas à membrana parece modificar a atividade do fitocromo via fosforilação, seja diretamente ou por interações com outras quinases. PKS1 interage com phyA e phyB, tanto na forma ativa Pfr como na forma inativa Pr. Análises moleculares e genéticas sugerem que essas proteínas atuam seletivamente, promovendo a VLFR mediada por phyA. Também foi mostrado que várias fosfatases interagem com phy e regulam seu estado de fosforilação. A fotomorfogênese induzida pelo fitocromo envolve degradação de proteínas Como discutido no Capítulo 15, a maioria das rotas de transdução de sinal das plantas envolve a inativação, a degradação ou a remoção de proteínas repressoras. A rota de sinalização do fitocromo é coerente com esse princípio geral. Por exemplo, phyA é rapidamente degradado após sua ativação pela luz. Assim, a degradação de proteínas, além da fosforilação, está emergindo

como um mecanismo ubíquo = nese. (B) Durante o desestiolamento, os PIFs também podem atuar como repressores constitutivos de alguns genes induzidos pela luz. O Pfr provoca a reciclagem desses PIFs, permitindo a expressão de genes da fotomorfogênese. (De Leivar e Monte, 2014.) Gene reprimido pelo PIF GPBEbOx Ls que regula muitos processos celulares, incluindo a sinalização luminosa e hormonal, os ritmos circadianos e a época de florescimento (para exemplos, ver Capítulos 15 e 20). Triagens genéticas realizadas de forma independente por vários grupos identificaram mutantes que apresentaram fenótipos de plantas cultivadas na luz quando cultivados no escuro. Os genes identificados nessas triagens foram chamados de CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENESIS1 (COP1), DE-ETIOLATED (DET) e FUSCA (FUS) (para a cor vermelho-escuro das antocianinas que se acumulam em plântulas cultivadas na luz). Muitos desses genes são alélicos ou codificam proteínas que fazem parte dos mesmos complexos, sendo coletivamente conhecidas como COP/ DET/FUS. Esses genes codificam proteínas do complexo COP1-SUPRESSOR DE PHYA (COP1-SPA), do complexo COP9 sinalossomo (CSN) e outros complexos que estão envolvidos na ubiquitinação e na degradação proteossômica de proteínas que promovem a fotomorfogênese. COP1, outro regulador negativo da fotomorfogênese, é um componente do complexo ubiquitina-ligase E3 que tem como alvo de degradação proteínas promotoras da fotomorfogênese, como phyA, phyB e vários fatores de transcrição. COP1 encontra-se no núcleo no escuro e no citoplasma na luz. O movimento do COP1 para dentro do núcleo no escuro exige o complexo COP9 sinalossomo (CSN), embora ainda não esteja claro como o CSN direciona o COP1 para o núcleo (Figura 16.14). No núcleo, o COP1 interage diretamente com o SPAÍ, que promove a destruição do PHYA. O complexo COP1-SPA1-E3 ligase também é responsável pela ubiquitinação e pela degradação proteossômica de proteínas de promoção da fotomorfogênese, como o fator de transcrição HY5 do bZIP (ver Figura 16.14). Como resultado, a escotomorfogênese torna-se a rota-padrão de desenvolvimento. Na presença da luz, a atividade do COP1 é reprimida, embora o mecanismo completo responsável pela inativa

462 Unidade Ill + Crescimento e Desenvolvimento 4. A ausência da COP1 no núcleo permite a Citosol acumulação de ativadores transcricionais Núcleo a necessários para O desenvolvimento fotomorfogênico. ce ração 3. Na luz, a COP1 é NHL lentamente exportada CD DNA X Y / para o citosol, mas, — a es remoto r Rd ão marcadores de Ê ubiquitina ao phyaA. di Exprsssan nica “Tampa” E = Em ir As de ubiquitina Proteassomo 265 2. As proteínas ubiquitinadas são marcadas para degradação Cs 1. No escuro, a COP1, uma pelo proteassomo 265. Figura 16.14 As proteínas COP regulam a regeneração de proteínas necessárias para o desenvolvimento fotomorfogênico. Durante a noite, a COP1 entra no núcleo com o auxílio do complexo COP9 sinalossomo (CSN). COP1 forma um complexo com SPA1, e o complexo COP1-SPA1 adiciona uma ubiquitina a um subgrupo de ativação do COP1 na luz seja desconhecido. A exportação, dependente da luz, do COP1 para o citoplasma é um processo lento, exige um tempo longo de exposição à luz (mais de 24 h) e provavelmente é um mecanismo para suprimir a ativação do COP1 sob condições estendidas de luz. Juntos, a repressão da atividade do COP1 e a exportação para o citoplasma permitem que fatores de transcrição se liguem a elementos promotores em genes que medeiam o desenvolvimento fotomorfogênico. Como será discutido no Capítulo 20, o COP1 também é responsável pela degradação dos reguladores de florescimento CONSTANS (CO) e GIGANTEA (GJ). Respostas à luz azul e fotorreceptores As respostas à luz azul já foram descritas em plantas superiores, algas, pteridófitas, fungos e procariontes. Além do fototropismo, essas respostas abrangem a captação de ânions em algas, a inibição do alongamento do hipocótilo (caule) em plântulas, a estimulação da síntese de clorofilas e carotenoides, a ativação da expressão gênica e o aumento da respiração. Entre os organismos unicelulares móveis, como certas algas e bactérias, a luz azul medeia a fototaxia, o movimento de organismos unicelulares em direção à luz ou para longe dela. A luz azul também estimula o processo de infecção em bactérias, como o patógeno animal Brucella ubiquitina ligase E3 e a SPA1 adicionam marcadores de ubiquitina a um subgrupo de proteínas nucleares. dores transcricionais que promovem a fotomorfogênese. Os fatores de transcrição são, então, degradados pelo complexo proteassomo. Durante o dia, a COP1 sai do núcleo, permitindo a acumulação dos

ativadores transcricionais. abortus. Algumas respostas à luz azul foram introduzidas em relação à fotossíntese nos Capítulos 9 e 10, incluindo os movimentos dos cloroplastos, o acompanhamento do sol e a abertura estomática. No Capítulo 18, várias respostas-chave à luz azul — fotoblastia, fototropismo e fotomorfogênese — são discutidas no contexto da germinação de sementes e do estabelecimento de plântulas. Três classes distintas de fotorreceptores medeiam os efeitos da luz UV-A/azul (320-500 nm): os criptocromos, as fototropinas e a família das proteínas ZEITLUPE (ZTL). Os criptocromos (cry), como os fitocromos, desempenham um importante papel regulador na fotomorfogênese vegetal. As fototropinas (phots), por outro lado, estão envolvidas no direcionamento do movimento de órgãos, de cloroplastos e nuclear, no acompanhamento do sol e na abertura estomática, sendo todos processos dependentes da luz que otimizam a eficiência fotossintética das plantas. Tem sido demonstrado que a família ZTL participa no controle do relógio circadiano e do florescimento. As respostas à luz azul possuem cinética e períodos de atraso (lag times) característicos A inibição do alongamento do caule e a estimulação da abertura estomática pela luz azulilustram duas importantes propriedades temporais das respostas à luz azul:

1. Um período de atraso significativo que separa o sinal de luz e a taxa máxima de resposta 2. Persistência da resposta após o sinal de luz ter sido desligado As respostas à luz azul podem ser relativamente rápidas em comparação com a maioria das mudanças fotomorfogênicas. No entanto, em comparação com as respostas fotossintéticas típicas, que são completamente ativadas quase instantaneamente após um sinal de “luz ligada” e que cessam logo que a luz se apaga, as respostas à luz azul exibem um período de atraso de duração variável e prosseguem em taxa máxima durante vários minutos após a aplicação de um pulso de luz. Por exemplo, a luz azul induz uma redução na taxa de crescimento e uma despolarização transitória da membrana em plântulas de pepino estioladas apenas após um período de atraso de cerca de 25 segundos (Figura 16.15). A persistência de respostas à luz azul na ausência de luz azul tem sido estudada usando pulsos de luz azul. Por exemplo, a ativação induzida pela luz azul da H'-ATPase nas células-guarda decai após um pulso de luz azul, mas apenas depois de decorridos vários minutos (ver Figuras 10.6 e 10.7). Essa persistência da resposta à luz azul após o (A) 2,5 m o [ur azul ligada te E E 2,0 m E Decréscimo na taxa É de crescimento z 2 1,55 UV Uv Ko) o) S PF 4,0l I l l l] (B) 0 1 2 3 4 s E sor [4] [= fo) 2 soh É Despolarização transitória E da membrana o -100 's U (= 2 -120o o o) o —140tm [= o E 160 ! | a 0 1 2 3 4 5 Tempo (min) Figura 16.15 (A) Alterações induzidas pela luz azul na taxa de alongamento de plântulas estioladas de pepino. (B) Despolarização transitória induzida pela luz azul na membrana das células do hipocótilo. (De Spalding e Cosgrove, 1989.) Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 463 pulso pode ser explicada por um ciclo fotoquímico no qual a forma fisiologicamente ativa do fotorreceptor, a qual foi convertida da forma inativa pela luz azul, reverte-se lentamente para a forma inativa após essa luz ser desligada. Como será discutido em seguida, no caso de fototropinas, esse ciclo parece envolver quatro processos principais: a desfosforilação do receptor por uma fosfatase proteica, a quebra da ligação covalente carbono-enxofre, a dissociação do receptor de suas moléculas-alvo e a reversão no escuro de alterações conformacionais induzidas pela luz. A velocidade de decaimento da resposta a um pulso de luz azul, assim, depende do curso de tempo da reversão da forma ativa do fotorreceptor de volta para a forma inativa. Criptocromos

Criptocromos são fotorreceptores de luz azul que medeiam várias respostas a esse tipo de luz, incluindo a supressão do alongamento do hipocótilo, a promoção da expansão de cotilédones, a despolarização de membrana, a inibição do alongamento do pecíolo, a produção de antocianinas e o ajuste do relógio circadiano. O CRYPTOCHROME1 (CRY71) foi originalmente identificado em Arabidopsis usando triagens genéticas para mutantes cujos hipocótilos eram alongados quando cultivados em luz branca, porque lhes faltava a inibição estimulada pela luz do alongamento do hipocótilo descrito anteriormente. Outras análises mostraram que o fenótipo longo do hipocótilo de um dos mutantes, hy4, era específico para a inibição pela luz azul do alongamento do hipocótilo. Isto é, o alongamento do hipocótilo ainda era inibido pela luz vermelha no mutante hy4. Como será discutido mais adiante neste capítulo, em longo prazo, os criptocromos são responsáveis pela inibição do alongamento do hipocótilo induzida pela luz, enquanto as fototropinas medeiam a resposta inibidora rápida. O gene HY4 codifica uma proteína de 75 kDa com homologia de sequência significativa com a fotoliase microbiana, uma enzima ativada por luz azul que repara os dímeros de pirimidina no DNA causados por exposição à radiação ultravioleta. Tendo em conta essa semelhança de sequência, a proteína HY4, mais tarde denominada cry1, foi proposta como um fotorreceptor de luz azul que medeia o alongamento do caule. Os criptocromos, no entanto, não mostram qualquer atividade fotoliase. As proteínas do criptocromo foram mais tarde descobertas em muitos organismos, incluindo cianobactérias, pteridófitas, algas, moscas-da-fruta, camundongos e seres humanos. Arabidopsis contém três genes criptocromos: CRYT, CRY2 e CRYS. O cromóforo FAD ativado do criptocromo causa uma mudança conformacional na proteína A estrutura do domínio de criptocromos de Arabidopsis é mostrada na Figura 16.16A. Semelhante a uma importante classe de fotoliases, os criptocromos ligam um flavina adenina dinucleotídeo (FAD) e a pterina 5,10-metiltetra-hidrofolato (MTHF) como cromóforos (Figura 16.16B e

464 Unidadelll o Crescimento e Desenvolvimento (A) (B) Arabidopsis thaliana Criptocromo 1 Photly. | | MTHF/FAD | cer Arabidopsis thaliana | Photly. | | MTHF/FAD Criptocromo 3 E-=) 200 aa (C) o N CH3 TAL A. cá NH fo) N | CH3 cH NZ N : Flavina adenina dinucleotídeo (FAD) (D) R Escuro Escuro o (Glu), 5,10-metiltetra-hidrofolato (MTHF [pterinal) R R | | | N N O Azul N N O verde N NA (o) Fá NH Ee é NH Ee Há NH H H (o) (o) (o) FAD (inativo) FADHe (ativo) FADH" (inativo) Escuro O). Pterinas são derivados de pteridina que absorvem luz, com frequência encontrados em células pigmentadas de insetos, peixes e aves. Nas fotoliases, a luz azul é absorvida pela pterina, e a energia de excitação é, então, transferida para o FAD. Um mecanismo semelhante pode operar no criptocromo, mas ainda falta evidência definitiva. No entanto, é evidente que o FAD é o principal cromóforo que regula a atividade do criptocromo. A absorção de luz azul altera o estado redox do cromóforo FAD ligado, e é esse evento primário que desencadeia a ativação dos fotorreceptores (Figura 16.16D). Assim como ocorre em fitocromos e fototropinas, esse mecanismo de ativação envolve mudanças conformacionais de proteína. No caso dos criptocromos, acredita-se que a absorção de luz pela região N-terminal fotoliase altere a conformação de uma extensão C-terminal, que é necessária para a sinalização. Essa extensão C-terminal está ausente em enzimas fotoliases, mas é claramente essencial Figura 16.16 Domínio do criptocromo e estrutura do cromóforo. (A) O alinhamento dos dois criptocromos de Arabidopsis mostrando o domínio tipo fotoliase (Photly.), o domínio de ligação ao FAD e a região Cterminal do criptocromo (CCT). (B) O criptocromo é um dímero, mas o monômero é mostrado neste diagrama de fita. O cofator de captura de luz 5,10-metiltetra-hidrofolato (MTHF) e o cofator catalítico flavina adenina dinucleotídeo (FAD) estão ligados não covalentemente à proteína, tal como indicado. (C) Estruturas de FAD e MTHF. (D) Fotociclo FAD do criptocromo. (B de Huang et al., 2006.) para a sinalização pelos criptocromos. Pode-se, portanto, ver o criptocromo vegetal como um interruptor molecular de luz, em que a absorção de fótons azuis na extremidade N-terminal da região fotossensora resulta em mudanças conformacionais em proteínas no C-terminus, o qual, por sua vez, inicia a sinalização por ligação a proteínas parceiras específicas. Como nos fitocromos, a dimerização dos criptocromos,

mediada pelo domínio semelhante à fotoliase, pode ser importante para sua sinalização.

(es) -— 0,8 0,6 0,4 0,2 0 CRY1 WT cryl 1,0 0,5 0,0 | HM É CRY1 WT cryl Acumulação de antocianina & (mudança na absorbância) Comprimento do hipocótilo (cm) Figura 16.17 A luz azul estimula a acumulação de antocianina (A) e a inibição do alongamento do caule (B) em plântulas transgênicas e mutantes de Arabidopsis. Os gráficos de barra mostram os fenótipos de uma planta transgênica superexpressando o gene que codifica o CRY1 (CRY1 OE), o tipo selvagem (WT) e os mutantes cry1. A resposta melhorada à luz azul da planta superexpressando CRY1 demonstra o importante papel deste produto gênico na estimulação da biossíntese de antocianina e na inibição do alongamento do caule. (De Ahmad et al., 1998.) cry1 e cry2 têm efeitos diferentes sobre o desenvolvimento A superexpressão da apoproteína CRY1 em indivíduos transgênicos de tabaco ou Arabidopsis resulta em uma inibição mais forte do alongamento do hipocótilo estimulada pela luz azul, bem como um aumento na produção de antocianinas (Figura 16.17). Um segundo criptocromo, denominado cry2, foi subsequentemente isolado de Arabidopsis. Tanto cry1 quanto cry2 parecem ser onipresentes em todo o reino vegetal. Uma diferença importante entre eles é que a proteína cry2 é preferencialmente degradada sob luz azul, enquanto cry1 é muito mais estável. As plantas transgênicas que superexpressam o gene CRY2 mostram apenas um aumento pequeno da inibição do alongamento do hipocótilo encontrado no tipo selvagem, indicando que, diferentemente de cry1, cry2 não tem um papel importante na inibição do alongamento do caule. No entanto, as plantas transgênicas que superexpressam o CRY2 mostram um grande aumento na expansão do cotilédone, estimulada por luz azul. Além disso, cry1, (e, em menor grau, cry2), está envolvido na regulação do relógio circadiano em Arabidopsis, enquanto cry2 desempenha um papel importante na indução do florescimento (ver Capítulo 20). Os homólogos dos criptocromos também têm sido verificados atuando na regulação do relógio circadiano em moscas, ratos e seres humanos. Também é interessante notar que, em Arabidopsis, foi demonstrado que os pools nucleares e citoplasmáticos de cry1 têm funções biológicas distintas. Contrariamente às expectativas, moléculas de cry1 nucleares, em vez de citoplasmáticos, foram identificadas mediando alterações mediadas pela luz azul na despolarização da membrana. Essa resposta, que transcorre em

vários segundos, é uma das mais rápidas respostas à luz azul mediadas pelo cry1. O mecanismo envolvido nessa ativação dos canais aniônicos dependente da luz azul ainda não é conhecido. Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 465 Enquanto cryl e cry2 em geral são encontrados no núcleo, cry3 está localizado nos cloroplastos e nas mitocôndrias. A função de cry3 ainda não é conhecida, embora tenha sido demonstrado que possua atividade de fotoliase específica para lesões em DNA de cadeia simples. Além disso, o mecanismo de sinalização do cry3 é obviamente diferente do mecanismo de cry1 e cry2, uma vez que não tem uma extensão C-terminal de destaque. Criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida pelo COP1 Tanto cry1 como cry2 estão presentes no núcleo e no citoplasma, e não há evidências de que o criptocromo se mova para o núcleo em resposta à luz. A Figura 16.18 mostra que, no escuro, o COP1, junto com SPAÍ e outros fatores, atua para degradar fatores de transcrição como HY5, que induzem a expressão de genes requeridos para a fotomorfogênese (ver também Figura 16.14). Após a ativação pela luz azul, cry1 forma no núcleo um complexo com SPA1 e COP1 que o impede de atuar, impedindo desse modo a degradação de HY5 e outros fatores de transcrição que promovem a fotomorfogênese. Como no caso da sinalização pelo fitocromo, o aumento dos níveis de HY5 e outros fatores de transcrição promovem o desenvolvimento fotomorfogênico. É o C-terminus do criptocromo que se liga a SPA1 e impede ação do SPA1/COP41. Plantas de Arabidopsis que superexpressam apenas a região C-terminal do criptocromo (CCT) mostram fenótipos semelhantes aos mutantes cop, que se assemelham a plântulas cultivadas na luz quando cultivados no escuro. O modelo mostrado na Figura 16.18 pode explicar o fenótipo das plantas que superexpressam a CCT. Sem o domínio fotossensor N-terminal, a CCT pode adotar uma conformação ativa que sequestra a atividade de COP1 e SPAÍ, mesmo na ausência da luz, promovendo, desse modo, um aumento dos níveis de proteína HY5 e a transcrição de genes fotomorfogênicos chave. A fosforilação do criptocromo induzida pela luz azul também parece ser importante na modulação de sua atividade e, no caso de cry2, na promoção de sua degradação. As proteínas quinases envolvidas não são completamente compreendidas, mas a fosforilação pode ser importante na manutenção do C-terminus do cry1 em uma conformação ativa (ver Figura 16.18). O criptocromo também pode se ligar diretamente aos

reguladores de transcrição Além de controlar os níveis de fatores de transcrição, o criptocromo também pode se ligar diretamente e regular a atividade de proteínas específicas de ligação ao DNA. No caso do florescimento, o cry2 tem mostrado se ligar diretamente a fatores de transcrição DHLH, como Cry-interatuante DHLH1 (CIB1). O CIB1 regula a iniciação floral por ligação ao promotor do FLOWERING LOCUS T (FT). O FT é o regulador de transcrição celular que migra das folhas para o meristema apical e ativa a transcrição de genes de identidade do meristema floral (ver Capítulo 20).

Degradação do proteassomo 265 Transcrição, fotomorfogênese Mutante superexpressando CCT: escuro ou luz y Transcrição, Citosol As plantas com superexpressão do CIB1 florescem mais cedo do que as plantas de tipo selvagem. A ação conjunta do criptocromo, do fitocromo e das fototropinas A ação conjunta entre o criptocromo e o fitocromo foi suspeitada por muito tempo, pois se sabia que vários processos de desenvolvimento, tais como fotomorfogênese e florescimento, estavam sob controle do fitocromo, porém mutações no CRY2 gene levavam a alterações nessas respostas. Sabe-se hoje que existe uma ação conjunta entre vários dos fotorreceptores das plantas. Muitos dos processos de desenvolvimento afetados por essa ação conjunta podem ser agrupados em três categorias gerais: alongamento do caule ou do hipocótilo, florescimento e regulação dos ritmos circadianos. O alongamento do caule é inibido por fotorreceptores vermelho e azul Como observado anteriormente, os caules de plântulas cultivadas no escuro alongam-se muito rapidamente, e a inibição do alongamento do caule pela luz é uma resposta fotomorfogênica-chave da plântula que emerge da superfície do solo (ver Capítulo 18). Embora o fitocromo esteja envolvido nessa resposta, o espectro de ação para a redução da taxa de alongamento mostra também uma forte atividade na região azul, o que não pode ser explicado pelas propriedades de absorção do fitocromo. Na verdade, a região azul de 400 a 500 nm do espectro de ação para inibição do alongamento do caule se parece muito com aquela do fototropismo. É possível separar experimentalmente uma redução nas taxas de alongamento, mediada pelo fitocromo, da redução mediada por uma resposta à luz azul específica. Se plântulas de alface forem irradiadas com baixa fluência de luz azul, sob uma forte luz amarela de fundo, a taxa de alongamento de seu hipocótilo será reduzida em mais de Figura 16.18 Modelo de interações do cry1 com COP1/SPA1 na regulação da fotomorfogênese. (1) No escuro, COP1/SPA1 atua para degradar os fatores de transcrição, tais como HY5, que é necessário para a fotomorfogênese. (2) Na luz, o cry1 é ativado diretamente pela luz azul e indiretamente por fosforilação induzida pela luz azul. O cry1 ativado forma um complexo com COP1 e SPA1 pelo domínio C-terminal, impedindo-os de degradar proteínas-alvo como a HY5. (3) Na ausência do fotossensor N-terminus, como no mutante de

truncagem diagramado na parte inferior, a CCT pode adotar uma conformação ativa que sequestra o COP1/ SPA1 na ausência da luz, promovendo, desse modo, um aumento dos níveis da proteína HY5 e da transcrição de genes morfogênicos chave. 50%. A luz amarela de fundo estabelece uma razão Pr:Pfr bem definida. A adição de luz azul em taxas de fluência baixas não altera significativamente essa razão, eliminando um efeito do fitocromo na redução da taxa de alongamento observada após a adição da luz azul. Esses resultados indicam que a taxa de alongamento do hipocótilo é controlada por uma resposta específica à luz azul que independe da resposta mediada pelo fitocromo. É possível também distinguir uma resposta específica do hipocótilo mediada pela luz azul daquela mediada pelo fitocromo, em função de seus tempos de ação contrastantes. Enquanto as alterações mediadas pelo fitocromo nas taxas de alongamento podem ser detectadas dentro de cerca de 10 a 90 minutos, dependendo da espécie, as respostas à luz azul mostram períodos de atraso inferiores a 1 minuto. Análises de alta resolução das mudanças na taxa de crescimento que medeiam a inibição do alongamento do hipocótilo pela luz azul forneceram informações valiosas sobre as interações entre fototropinas, cry1, cry2 e phyA. Depois de um atraso de 30 segundos, plântulas do tipo selvagem de Arabidopsis, tratadas com luz azul, apresentam uma diminuição rápida na taxa de alongamento durante os primeiros 30 minutos e depois crescem lentamente durante vários dias. Outra resposta rápida estimulada pela luz azul é a despolarização da membrana das células do hipocótilo, que precede a inibição da taxa de crescimento (ver Figura 16.15B). Essa despolarização da membrana é causada pela ativação de canais aniônicos (ver Capítulo 6), o que facilita o efluxo de ânions como cloreto, por exemplo. A aplicação de um bloqueador de canal iônico, NPPB (5-nitro-2-[4-fenilbutilamino]-benzoato), impede a despolarização da membrana dependente da luz azul e reduz o efeito inibidor dessa luz no alongamento do hipocótilo. A análise da mesma resposta em mutantes phot1, cryl, cry2 e phyA mostrou que a supressão do alongamento do caule pela luz azul durante o desestiolamento de plântulas

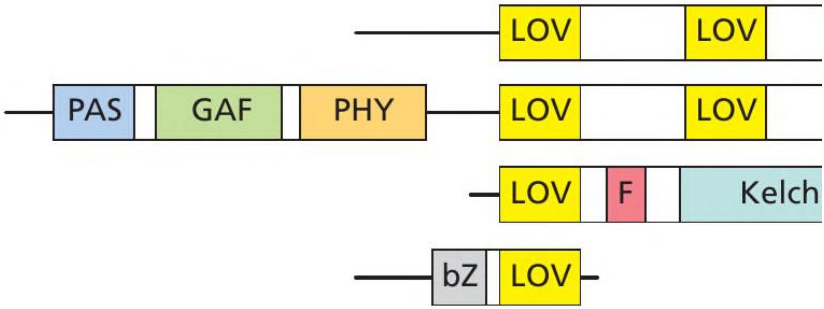
Taxa de crescimento relativo 0 1 2 3 4 5 Tempo (h) ——— — — — — — e e e —; phot1 cryticry2/phyA (via canais aniônicos) Figura 16.19 Processo de transdução sensorial da inibição do alongamento do caule estimulada pela luz azul em Arabidopsis. As taxas de alongamento no escuro (0,25 mm h”!) foram normalizadas para 1. Após 30 segundos do início da irradiação com luz azul, as taxas de crescimento foram reduzidas, aproximando-se de zero em 30 minutos, continuando a crescer de forma muito lenta por vários dias. Se a luz azul fosse aplicada a um mutante phot1, a taxa de crescimento no escuro permaneceria inalterada pelos primeiros 30 minutos, indicando que a inibição do alongamento nos primeiros 30 minutos está sob controle da fototropina. Experimentos similares com mutantes cry1, cry2 e phyA indicaram que os respectivos produtos gênicos controlam as taxas de alongamento em estágios tardios. (De Parks et al., 2001.) é iniciada por phot1, com cry1, e em uma extensão limitada cry2, modulando a resposta após 30 minutos (Figura 16.19). O crescimento lento dos caules em plântulas tratadas com luz azul é principalmente um resultado da ação persistente de cry1, razão pela qual os mutantes cry1 de Arabidopsis apresentam um hipocótilo longo em comparação ao hipocótilo curto do tipo selvagem. O phyA parece ter um papel ao menos nos estágios iniciais do crescimento regulado pela luz azul, porque a inibição do crescimento não progride normalmente em mutantes phyA. O fitocromo interage com o criptocromo para regular o florescimento Em Arabidopsis, a luz azul ou vermelho-distante contínua promove o florescimento, e a luz vermelha o inibe. A luz vermelho-distante atua por meio do phyA, e o efeito antagônico da luz vermelha dá-se pela ação do phyB. Poderia ser esperado que o mutante cry2 tivesse o florescimento atrasado, pois a luz azul promove o florescimento. Entretanto, os mutantes cry2 florescem ao mesmo tempo que o tipo selvagem mantido sob luz azul contínua ou sob luz vermelha contínua. Um atraso só é observado se tanto a luz azul quanto a luz vermelha são aplicadas em conjunto. Portanto, o cry2 provavelmente promove o florescimento na luz azul pela repressão do funcionamento do phyB. O cry2 aparentemente inibe o funcionamento do phyB pela supressão da atividade de EARLY FLOWERING 3 (ELF3), que interage com o fitocromo, o que indica que essas vias de sinalização convergem. Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 467 O relógio

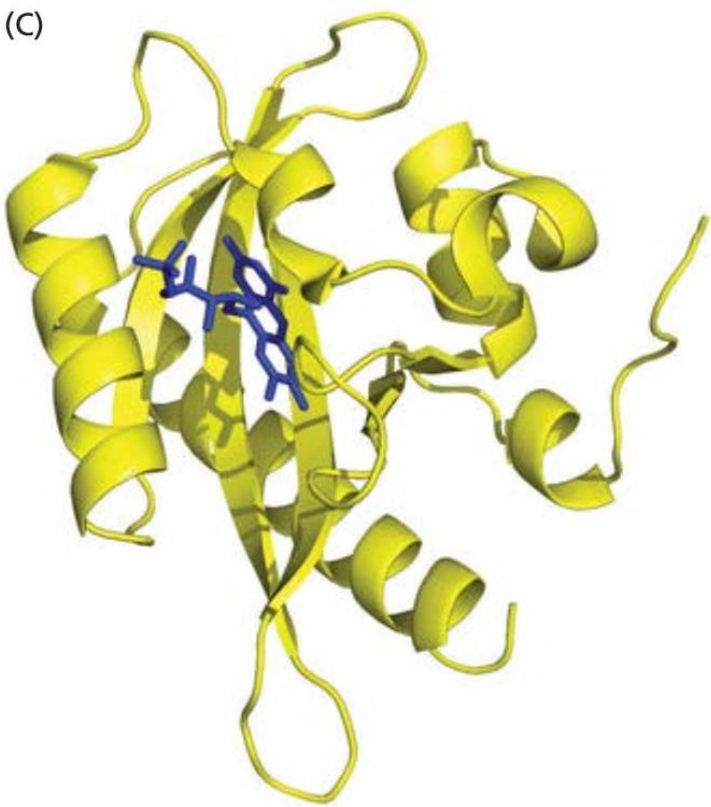
circadiano é regulado por múltiplos aspectos da luz Como visto anteriormente neste capítulo, certo número de processos de plantas mostra oscilações de atividade que correspondem aproximadamente a um ciclo de 24 horas, ou circadiano. Esse ritmo endógeno usa um oscilador que deve ser sincronizado (entrained) para os ciclos diários de claro-escuro do ambiente externo. Em experimentos delineados para caracterizar a função de fotorreceptores nesse processo, os mutantes deficientes em fitocromo foram cruzados com linhas que transportam o gene repórter da luciferase que é regulado pelo relógio circadiano. O ritmo do oscilador foi retardado (i.e. o comprimento do período aumentou) quando mutantes phyA foram cultivados sob luz vermelha de fraca intensidade, mas não sob luz vermelha de alta irradiância. No entanto, mutantes phyB mostraram defeitos de sincronismo somente sob luz vermelha de alta irradiância. Os criptocromos cry1 e cry2 foram necessários para a sincronização do relógio circadiano mediado pela luz azul. Esses estudos indicaram que fitocromos e criptocromos sincronizam o relógio circadiano em Arabidopsis. Essa entrada de luz parece ser modulada pelos genes ELF3 e TIME FOR COFFEE (TIC). As mutações no ELF3 cessam as oscilações do relógio ao entardecer, enquanto as mutações no TIC param o relógio ao amanhecer. O duplo mutante elf3/tic é completamente arrítmico, sugerindo que TIC e ELF interagem com diferentes componentes do relógio em diferentes fases no ritmo. Fototropinas As primeiras tentativas de identificar fotorreceptores mutantes para luz azul em Arabidopsis com respostas fototrópicas defeituosas foram posteriormente estendidas por Winslow Briggs e colaboradores e resultaram no isolamento de vários mutantes de hipocótilo não fototrópico (nph, non-phototropic hypocotyl), que mostraram respostas fototrópicas defeituosas em luz azul de intensidade baixa. A clonagem subsequente do locus NPH1 resultou na identificação do fotorreceptor para fototropismo. A proteína codificada foi denominada fototropina por seu papel na mediação de respostas fototrópicas, mas esses receptores também controlam várias respostas à luz azul que funcionam coletivamente para otimizar a eficiência fotossintética e promover o crescimento das plantas, em especial em condições de baixa luminosidade. As angiospermas contêm dois genes de fototropina, PHOT1 e PHOT2. O phot1 é o receptor fototrópico primário em Arabidopsis e medeia o fototropismo em resposta a taxas de fluência baixas e altas de luz

azul. O phot2 medeia o fototropismo em resposta a intensidades altas de luz. Sobreposições semelhantes nas funções dos fotorreceptores phot1 e phot2 são observadas para outras respostas à luz azul em Arabidopsis, incluindo movimentos dos cloroplastos, abertura estomática, movimentos foliares e expansão foliar. Junto com o fototropismo, esses processos integram

 a captura eficiente de luz e a captação de CO, para a fotossíntese. Como consequência, o crescimento de mutantes deficientes de fototropina está severamente comprometido, em particular sob intensidades fracas de luz. A luz azul induz mudanças nos máximos de absorção do FMN associadas a mudanças de conformação Em comparação com os criptocromos, que estão predominantemente localizados no núcleo, os receptores fototropina estão associados à membrana plasmática, onde funcionam como serina/treonina quinases ativadas por luz. A Figura 16.20A ilustra a estrutura do domínio da fototropina 1 de Arabidopsis, junto com três fotorreceptores de luz azul relacionados, encontrados (A) Arabidopsis thaliana fototropina 1 Adiantum capillus-veneris neocromo 1 Arabidopsis thaliana ZEITLUPE Vaucheria frigida aureocromo 1 Luz azul | | N N XI ud id Reversão » NH no escuro N Escuro em plantas ou algas: neocromo, ZEITLUPE e aureocromo. A fototropina contém dois domínios fotossensíveis LUZ-OXIGÊNIO-VOLTAGEM (LOV, LIGHT-OXYGEN-VOLTAGE), LOV1 e LOV2, cada um ligando um cromóforo mononucleotídeo de flavina (FMN, flavin mononucleotide). Estudos espectroscópicos mostraram que, no escuro, uma molécula de FMN está ligada não covalentemente a cada domínio LOV. Após a iluminação com luz azul, a molécula de FMN torna-se covalentemente ligada a um resíduo de cisteína na molécula de fototropina, formando um adutor covalente de cisteína-flavina (Figura 16.20B). Como discutido a seguir, essa reação induz uma importante mudança conformacional da proteína, que pode ser revertida por um tratamento de escuro. A estrutura tridimensional do domínio | - Ser/Thrk | * SerlThrk Lo 3 200 aa Figura 16.20 Composição do domínio da fototropina, fotociclo e estrutura do domínio LOV. (A) Composições do domínio da fototropina e dos fotorreceptores relacionados ao domínio LOV. (B) Fotociclo FMN da fototropina. No escuro, o máximo de absorção do cromóforo FMN é aproximadamente 450 nm. A luz azul induz a formação de uma ligação covalente entre o FMN e um resíduo de cisteína, deslocando o máximo de absorção para 390 nm por meio de uma forma intermediária do LOVeeo: A reação é reversível no escuro. (C) Estrutura cristalina do domínio LOV2 de aveia phot1 no escuro (a fototropina intacta ainda não foi cristalizada). A proteína está em amarelo e o cofator FMN está em azul. A Ja-hélice está do lado

esquerdo do núcleo LOV2. Os dois diagramas abaixo mostram apenas a flavina e a formação do adutor de cisteína após a irradiação com luz azul. (De Christie, 2007.)



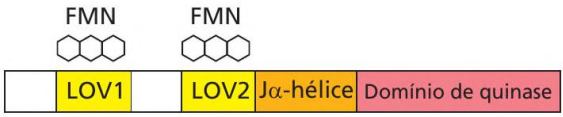


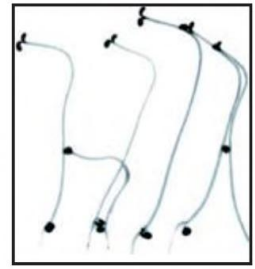
Fi
da
do
ni
re

LOV2 se assemelha a uma mão molecular fechada que prende o FMN firmemente por interações não covalentes dentro de seu núcleo (Figura 16.20C). A mesma figura mostra também a formação da ligação covalente entre o cofator flavina e um resíduo de cisteína em resposta à luz azul. O domínio LOV2 é principalmente responsável pela ativação da quinase em resposta à luz azul Como demonstrado em experimentos de mutagênese, o domínio LOV2, em particular, é essencial para a ativação da quinase induzida por luz azul e a autofosforilação do fotorreceptor fototropina. A mutação da cisteína conservada no domínio LOV1 do phot1 não afeta a capacidade da resposta fototrópica (Figura 16.21A e B), enquanto a mutação equivalente em LOV2 suprime a resposta (Figura 16.210). Esses e outros estudos demonstraram a importância do LOV2 no controle da função da fototropina. Isso é devido, em parte, à posição do LOV2 dentro da molécula de fototropina, onde é acoplado a uma região da proteína conhecida como Ja-hélice, que é importante para a propagação das alterações induzidas pela luz dentro do LOV2 para o domínio de quinase. A função do LOV1 ainda não é totalmente compreendida, mas acredita-se que o domínio desempenhe um papel na dimerização do receptor. A luz azul induz uma mudança conformacional que "liberta" o domínio de quinase da fototropina e leva à autofosforilação Embora uma estrutura tridimensional de toda a molécula de fototropina ainda esteja faltando, muitos estudos genéticos, bioquímicos e biofísicos têm proporcionado uma boa compreensão de como o "interruptor de luz" de fototropina funciona. Tal como acontece com o criptocromo e o fitocromo, a região N-terminal fotossensora das fototropinas controla a atividade da metade C-terminal da proteína, que contém um domínio de serina/treonina quinase (ver Figura 16.214). No escuro, a região N-terminal, incluindo os domínios LOV, "enjaula" e inibe a atividade do domínio de quinase (Figura 16.22). A absorção de fótons azuis pelos domínios LOV resulta em alterações fotoquímicas primárias que levam à liberação do domínio de quinase e a sua ativação pelo desdobramento da Ja-hélice. A ativação do domínio de quinase C-terminal, em seguida, leva à autofosforilação do receptor em múltiplos resíduos de serina. A autofosforilação do domínio de quinase é necessária para todas as respostas mediadas pela fototropina em Arabidopsis. Uma fosfatase proteica tipo 2A medeia

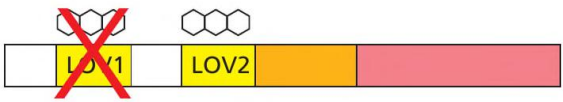
a desfosforilação e a inativação da fototropina no escuro (ver Figura 16.22). Figura 16.21 usado como o bioensaio para a atividade da fototropina. (A) Tipo selvagem, com os domínios LOV2 e LOV1. (B) Mutação da cisteína no domínio LOV1 do phot1 não afeta a capacidade de resposta fototrópica (as plântulas curvam-se em direção à luz azul). (C) A mutação equivalente no domínio LOV2 suprime a resposta, demonstrando que apenas o domínio LOV2 é necessário para o fototropismo. (Cortesia de John Christie.) Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 469 O fototropismo em plântulas de Arabidopsis pode ser O fototropismo requer alterações na mobilização das auxinas A ativação das fototropina quinases desencadeia eventos de transdução de sinal que estabelecem uma diversidade de respostas diferentes. Uma dessas respostas é o fototropismo, que ocorre tanto em plantas maduras quanto em plântulas. Como mencionado no Capítulo 15, observações desse fenômeno por Charles e Francis Darwin iniciaram uma série de experimentos que culminaram na descoberta do hormônio auxina. As interações das fototropinas e das auxinas no controle do fototropismo estão descritas no Capítulo 18 no estabelecimento de plântulas. As fototropinas regulam os movimentos dos cloroplastos via montagem de filamentos de actina F As folhas podem alterar a distribuição intracelular de seus cloroplastos em resposta às mudanças nas condições de luz. Como discutido no Capítulo 9, essa característica é adaptativa, pois a redistribuição dos cloroplastos nas células modula a absorção de luz e impede o dano por excesso de luz (ver Figura 9.12). Sob iluminação fraca, os cloroplastos reúnem-se perto das paredes superiores e inferiores

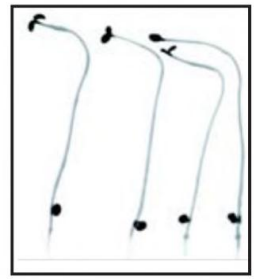
(A)



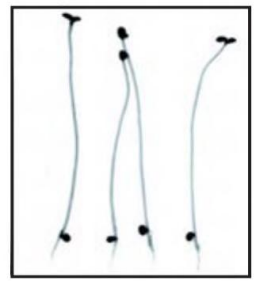


(B)





(C)



Desfosforilação Escuro Figura 16.22 Modelo para autofosforilação da fototropina induzida pela luz azul. A fototropina tem dois domínios LOV (amarelo) e um domínio de quinase (vermelho), separados por uma região a-hélice (Ja). Na ausência de luz, a região N-terminal, incluindo os domínios LOV, “enjaula” e reprime a atividade do domínio de quinase. A absorção de fótons azuis pelos domínios LOV resulta em alterações fotoquímicas primárias que levam à soltura do domínio de quinase e a sua ativação. Embora não mostrado no diagrama, a Ja-hélice perde completamente sua estrutura helicoidal. A fotoexcitação dos domínios LOV resulta na ativação do domínio de quinase C-terminal, que leva à autofosforilação do receptor em múltiplos resíduos de serina. A autofosforilação dentro do domínio de quinase é essencial para iniciar todas as respostas mediadas pela fototropina em Arabidopsis. A desfosforilação resultando na inativação ocorre no escuro. (De Inoue et al., 2010.) das células do parênquima paliçádico das folhas (acumulação), maximizando, assim, a absorção de luz (Figura 16.23). Sob iluminação forte, os cloroplastos movem-se para as paredes laterais que são paralelas à luz incidente (evitamento), minimizando, assim, a absorção de luz e evitando o fotodano. No escuro, os cloroplastos movem-se para a parte inferior da célula, embora a função fisiológica dessa posição não seja clara. O espectro de ação para a resposta de redistribuição mostra a estrutura fina de três dedos característica, típica de respostas específicas à luz azul (ver Figura 16.7). Mutantes photi de Arabidopsis têm uma resposta normal de evitamento e uma resposta pobre de acumulação. Os mutantes phot?, ao contrário, não possuem a resposta de evitamento, mas retêm uma resposta bastante normal de acumulação. As células do mutante duplo phot1/phot2 não apresentam as respostas de evitamento e de acumulação. Esses resultados indicam que o phot2 desempenha (A) Luz baixa (Escuro Why Luz alta (Cc) o: Vacúolo Resposta de acumulação Resposta de evitamento Posição de escuro Luz azul Autofosforilação Respostas da fototropina um papel-chave na resposta de evitação e que ambos, phot1 e phot2, contribuem para a resposta de acumulação. Estudos têm demonstrado que os mutantes phot2 na verdade não sobrevivem no campo em condições de pleno sol devido a danos foto-oxidativos. O isolamento de mutantes de Arabidopsis

deficientes na resposta de evitamento dos cloroplastos levou à identificação de uma nova proteína de ligação actina F, CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONINGI (CHUP1), coerente com trabalhos anteriores que mostram que os movimentos de cloroplastos ocorrem por meio de mudanças no citoesqueleto. CHUP1 localiza-se no envoltório do cloroplasto e atua no posicionamento e no movimento do dele. Um modelo de movimento dos cloroplastos em Arabidopsis é mostrado na Figura 16.24. Ambos phot1 e phot2 medeiam a resposta de acumulação e estão localizados na membrana plasmática. O phot2, que medeia a resposta de evitamento, também está localizado no envoltório do cloroplasto. Na presença de luz solar total, CHUP1, que parece ancorar na membrana plasmática por meio de interações entre proteínas, liga-se ao envoltório do cloroplasto. Essa proteína recruta actina G e proteínas de polimerização de actina para estender um filamento de actina F existente (ver Figura 1.25). A CHUP1 e o cloroplasto são então empurrados pela actina G inserida, gerando a força motriz para o movimento dos cloroplastos. Figura 16.23 Diagrama esquemático de padrões de distribuição dos cloroplastos em células do parênquima paliçádico de Arabidopsis em resposta a diferentes intensidades de luz. (A) Em condições de pouca luz, os cloroplastos otimizam a absorção de luz, acumulando-se nos lados superior e inferior de células do parênquima paliçádico. (B) Em condições de luz alta, os cloroplastos evitam a luz solar, migrando para as paredes laterais de células do parênquima paliçádico. (C) Os cloroplastos movem-se para a parte inferior da célula no escuro. (De Wada, 2013.)

Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 471 Direção de movimento dos cloroplastos Cloroplasto ora) Envoltório externo À Envoltório interno Extremidade (=) o Membrana plasmática Figura 16.24 Modelo para o movimento dos cloroplastos mediado pela fototropina em Arabidopsis thaliana. Ambos, phot1 e phot2, medeiam a resposta de acumulação e estão localizados na membrana plasmática. O phot2 também está localizado no envoltório do cloroplasto e provavelmente medeia a resposta de evitamento. O CHUP1 liga-se ao envoltório do cloroplasto por seu N-terminus e pode tamA abertura estomática é regulada pela luz azul, que ativa a H*-ATPase da membrana plasmática A fotofisiologia estomática e a transdução sensorial em relação à água e à fotossíntese foram discutidas nos Capítulos 4 e 9, sendo discutidas novamente no Capítulo 18. Ao contrário de todas as outras respostas à luz azul, a abertura estomática é estimulada pela luz azul e inibida pela luz verde. Com base em estudos com mutantes duplos phot1/ phot2, o fotorreceptor primário de luz azul para a abertura dos estômatos foi definitivamente identificado como a fototropina. A identidade do fotorreceptor de luz verde das células-guarda ainda não está resolvida. O criptocromo em geral é considerado o candidato mais provável, mas há evidências que implicam também o carotenoide zeaxantina (ver Capítulo 10). Um grande número de pesquisas tem sido feito sobre o mecanismo de abertura estomática induzida pela luz azul. Como consequência, a abertura estomática mediada pela fototropina é, sem dúvida, a rota de sinalização mais bem compreendida de todas as respostas da fototropina. Várias etapas-chave no processo de transdução sensorial da abertura estomática estimulada pela fototropina foram identificadas. Em particular, a H'-ATPase de bombeamento de prótons das células-guarda desempenha um papel central na regulação dos movimentos estomáticos (Figura 16.25; ver também Figuras 10.6 e 10.7). A H'-ATPase ativada transporta Hº através da membrana e aumenta o potencial elétrico negativo no interior, impulsionando a absorção do K" através dos canais retificadores de entrada de K* controlados por voltagem. A acumulação de K* Actina F sino Extremidade (+) Profilina 0009 0 0 Actina G 020 oO a E 0 Profilina-actina CHUP1 bém ser fixado à membrana plasmática. Ele inicia a polimerização da actina, estendendo um filamento existente de actina F. Como resultado, o filamento de

actina alonga-se e o CHUP1 e o cloroplasto são empurrados para a frente. Os filamentos de actina são despolimerizados em suas extremidades (-). A seta verde mostra a direção do movimento do cloroplasto. Ver Capítulo 1. (De Wada, 2013.) facilita o influxo de água para as células-guarda, levando a um aumento na pressão de turgor e abertura estomática. O C-terminus da H'-ATPase tem um domínio autoinibidor que regula a atividade da enzima. Se esse domínio for removido experimentalmente por uma protease, a H” -ATPase torna-se irreversivelmente ativada. Acredita-se que o domínio autoinibidor do C-terminus reduza a atividade da enzima mediante bloqueio de seu sítio catalítico. Por outro lado, a toxina fúngica fusicoccina parece ativar a enzima pelo deslocamento do domínio autoinibidor para longe do sítio catalítico. Sob irradiação com luz azul, a H'-ATPase mostra um K,, mais baixo para ATP e uma V..,, mais alta, indicando que a luz azul ativa a H'-ATPase. A ativação da enzima envolve a fosforilação de resíduos de serina e treonina do domínio C-terminal da H'-ATPase. Inibidores de quinases proteicas, que podem bloquear a fosforilação da Hº-ATPase, evitam o bombeamento de prótons estimulado pela luz azul e a abertura estomática. Assim como com a fusicoccina, a fosforilação do domínio C-terminal também parece deslocar o domínio autoinibidor do C-terminus do sítio catalítico da enzima. Foi encontrada uma proteína reguladora, chamada de proteína 14-3-3, que se liga ao C-terminus fosforilado da H'-ATPase das células-guarda, mas não àquele não fosforilado (ver Figura 16.25). As proteínas 14-3-3 são proteínas reguladoras onipresentes em organismos eucarióticos. Nas plantas, elas regulam a transcrição ligando-se a ativadores no núcleo e regulam enzimas metabólicas, como a nitrato redutase. Somente uma de quatro isoformas da 143-3 encontrada nas células-guarda liga-se à H'-ATPase,

 Figura 16.25 O papel da ATPase bombeadora de prótons na regulação do movimento estomático. A luz azul ativa a H*-ATPase. A ativação da enzima envolve a fosforilação de resíduos de serina e treonina de seu domínio C-terminal. Uma proteína reguladora chamada proteína 14-3-3 liga-se ao C-terminus fosforilado da H*-ATPase da célula-guarda, mas não ao C-terminus não fosforilado. O bombeamento de prótons para fora das células requer a entrada de K* para o equilíbrio de cargas. de modo que a ligação parece ser específica. A mesma isoforma da 14-3-3 liga-se à H'-ATPase das células-guarda em resposta tanto à fusicoccina como a tratamentos de luz azul. A proteína 14-3-3 dissocia-se da H'-ATPase após a desfosforilação do domínio C-terminal. Os principais eventos da transdução de sinal da abertura estomática mediada pela fototropina foram identificados As fototropinas não fosforilam a H'-ATPase diretamente. A quinase envolvida na fosforilação da H'-ATPase ainda não foi identificada. No entanto, eventos precoces de transdução de sinal após a excitação da fototropina na membrana plasmática de células-guarda foram identificados e estão ilustrados na Figura 16.26. A proteína quinase associada à membrana específica da célula-guarda chamada BLUE LIGHT SIGNALING1 (BLUS1) é fosforilada por photl e phot2 de maneira redundante. Mutantes de Arabidopsis deficientes em BLUS1 não apresentam abertura estomática induzida pela luz azul, mas não são prejudicados em outras respostas da fototropina, incluindo o 3. A sinalização pelo BLUS1 regula a subunidade PRSL1 do PP1c, uma proteína fosfatase. 2. Fototropinas ativadas fosforilam o BLUS1. Luz azul 1. Fototropinas absorvem luz azul e autofosforilam. Canal aniônico , tipo S 4. A PP1c regula a atividade de uma proteína quinase (PK) desconhecida. Exterior Ativa Inativa da célula (O) H*-ATPase Membrana ,/ plasmática Proteína serina/ treonina quinase eq Proteína 14-3-3 C-terminus (ADP) + (B) Citoplasma fototropismo e a realocação dos cloroplastos. Esse evento de fosforilação é essencial para iniciar os eventos de transdução iniciais que, por fim, conduzem à fosforilação e à ativação da H'-ATPase. Os sinais de BLUS1 convergem na PROTEÍNA FOSFATASE1 (PP1, PROTEIN PHOSPHATASE), um intermediário de sinalização que conduz à ativação da H'-ATPase. A PP1 é uma fosfatase proteica de serina/treonina composta por uma subunidade catalítica (PP1c)

e uma subunidade reguladora, PRSL1 (PP1 PROTEÍNA 1 REGULADORA TIPO SUBUNIDADE 2; PP1 REGULATORY SUBUNIT2-LIKE PROTEIN1), que modula a atividade 5. A proteína quinase desconhecida promove a ligação de uma proteína 14-3-3 à H*-ATPase da membrana plasmática, estabilizando a bomba de prótons no estado ativo. H'-ATPase H+ + Hiperpolarização 6. A hiperpolarização de membrana aciona a captura de K*. 7. O decréscimo resultante no potencial hídrico induz a captura de água e a abertura estomática. Célula-guarda Figura 16.26 Transdução de sinal pela fototropina levando à abertura estomática. O ABA antagoniza a fototropina por ácido fosfatídico, que interage com PP1c na rota da fototropina. (Cortesia de Ken-lchiro Shimazaki.)

catalítica, a localização subcelular e a especificidade do substrato. A PP1c regula positivamente a abertura estomática, por meio de sinalização de luz azul entre as fototropinas e a H'-ATPase da membrana plasmática nas células-guarda. Como será discutido em detalhes no Capítulo 23 em relação ao estresse hídrico, o ácido abscísico (ABA) provoca o fechamento dos estômatos na luz. O ABA induz a produção de ácido fosfatídico, uma molécula de sinalização lipídica (ver Capítulo 15). Como mostrado na Figura 16.26, o ácido fosfatídico bloqueia a atividade da PP1, um dos passos na rota da fototropina. O ABA também ativa os canais de ânions do tipo S (ver Capítulo 6), que são inibidos pela luz azul. Respostas à radiação ultravioleta Além de seus efeitos citotóxicos, a radiação UV-B pode desencadear uma ampla gama de respostas fotomorfogênicas, algumas das quais estão listadas na Tabela 16.3. O fotorreceptor responsável pelas respostas de desenvolvimento induzidas por UV-B, UVR8, é uma proteína em B-hélice com sete lâminas, que forma homodímeros funcionalmente inativos na ausência de radiação UV-B (Figura 16.27). Ao contrário do fitocromo, do criptocromo e da fototropina, o UVR8 carece de um cromóforo prostético. As duas subunidades idênticas do UVR8 estão ligadas no dímero por uma rede de pontes salinas formadas entre os resíduos de triptofano, que servem como os sensores primários de UV-B e resíduos de arginina próximos. (B) Estrutura em P-hélice com sete lâminas do monômero UVRSB. Figura 16.27 Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar 473 TABELA 16.3 Respostas fotomorfogênicas a UV-B Regulação gênica Tolerância à UV-B Biossíntese de flavonoides Supressão do crescimento do hipocótilo Expansão de folhas/células epidérmicas Endorreduplicação em células epidérmicas Densidade estomática Sincronização do relógio circadiano Aumento da eficiência fotossintética Fonte: Jenkins, 2014. Ao absorverem fótons de UV-B, os resíduos de triptofano sofrem alterações estruturais que quebram as pontes salinas, o que leva à dissociação dos dois monômeros funcionalmente ativos. Os monômeros, em seguida, interagem com os complexos COP1-SPA para ativar a expressão gênica, como ilustrado na Figura 16.28. Assim, embora atue como regulador negativo que tem como alvo os fatores de transcrição para a degradação durante as respostas do fitocromo e do criptocromo (ver Figuras 16.14 e 16.16), o COPI-SPA funciona como um regulador positivo durante a sinalização de UV-B, interagindo com a região C-

terminal do UVR8 no núcleo. O complexo UVR8-COP1-SPA, em seguida, ativa a transcrição do importante fator de transcrição HY5, que controla a expressão de muitos dos genes induzidos pela UV-B. Estrutura do dímero UVR8 mostrando os resíduos na superfície de interação do dímero. Estrutura do UVR8 e dimerização. (A) Uma vista terminal mostrando as sete lâminas da B-hélice. (B) Uma vista lateral do dímero UVR8 mostrando os resíduos de aminoácidos na superfície de interação. (De Jenkins, 2014.)

474 Unidade III «e Crescimento e Desenvolvimento 1. O UVR8 dimérico absorve UV-B e c forma monômeros. 7. O dímero regenerado está pronto para fotorrecepção. 6. As proteínas RUP facilitam a dimerização dos monômeros UVR8, inativando-os. (Rue) 2. O complexo COP1-SPA1/2/3/4 liga-se ao C-terminus do UVR8 monomérico. 3. A ligação ao COP1-SPA1 altera a conformação do UVR8, ativando o complexo. Ativação 4. O complexo ativo regula a) transcrição de genes envolvidos (RUP) na resposta à UV-B. 5. Genes que codificam proteínas RUP são induzidos. Figura 16.28 A rota de sinalização do UVR8 envolve o COP1 e o SPA1. RESUMO Fotorreceptores, incluindo fitocromos, criptocromos e fototropinas, ajudam as plantas a regular os processos de desenvolvimento durante suas vidas, sensibilizando-as à luz incidente. Eles também iniciam processos de proteção em resposta à radiação nociva. Fotorreceptores vegetais e A luz solar regula os processos de desenvolvimento ao longo da vida da planta e fornece pistas direcionais e não direcionais para crescimento e movimento. Ela também contém radiação UV que pode prejudicar tecidos vegetais (Figuras 16.1-16.4). e Os fitocromos (que absorvem as luzes vermelha e vermelho-distante) e as fototropinas e os criptocromos (que absorvem a luz azul e a UV-A) são fotorreceptores sensíveis à quantidade, à qualidade e à duração da luz. e Os espectros de ação e os espectros de absorção ajudam os pesquisadores a determinar quais comprimentos de onda da luz induzem fotorrespostas específicas (Figuras 16.5-16.7). e A fluência de luz e a irradiância também determinam se uma fotorresposta vai ocorrer. Fitocromos * O fitocromo em geral é sensível às luzes vermelha e vermelho-distante, e exibe a capacidade de se interconverter entre as formas Pr e Pfr. e A forma fisiologicamente ativa do fitocromo é Pfr. e A luz vermelha desencadeia mudanças conformacionais, tanto no cromóforo do fitocromo como na proteína (Figuras 16.816.10).

RESUMO

Fotorreceptores, incluindo fitocromos, criptocromos e fototropinas, ajudam as plantas a regular os processos de desenvolvimento durante suas vidas, sensibilizando-as à luz incidente. Eles também iniciam processos de proteção em resposta à radiação nociva.

Fotorreceptores vegetais

- A luz solar regula os processos de desenvolvimento ao longo da vida da planta e fornece pistas direcionais e não direcionais para crescimento e movimento. Ela também contém radiação UV que pode prejudicar tecidos vegetais (**Figuras 16.1-16.4**).
- Os fitocromos (que absorvem as luzes vermelha e vermelho-distante) e as fototropinas e os criptocromos (que absorvem a luz azul e a UV-A) são fotorreceptores sensíveis à quantidade, à qualidade e à duração da luz.
- Os espectros de ação e os espectros de absorção ajudam os pesquisadores a determinar quais comprimentos de onda da luz induzem fotorrespostas específicas (**Figuras 16.5-16.7**).
- A fluência de luz e a irradiância também determinam se uma fotorresposta vai ocorrer.

Fitocromos

- O fitocromo em geral é sensível às luzes vermelha e vermelho-distante, e exibe a capacidade de se interconverter entre as formas Pr e Pfr.
- A forma fisiologicamente ativa do fitocromo é Pfr.
- A luz vermelha desencadeia mudanças conformacionais, tanto no cromóforo do fitocromo como na proteína (**Figuras 16.8-16.10**).

e O movimento do Pfr do citosol para o núcleo permite a transcrição, regulada pelo fitocromo, no núcleo (Figura 16.11). Respostas do fitocromo e As fotorrespostas exibem vários períodos de atraso (lag times, entre a exposição à luz e a resposta subsequente) e períodos de escape (escape times, em que a resposta só é reversível por determinado tempo). e As respostas iniciadas pelo fitocromo enquadram-se em uma de três categorias principais: respostas à fluência muito baixa (VLFRs), respostas à baixa fluência (LFRs) ou respostas à alta irradiância (HIRs) (Figura 16.12). e O fitocromo A medeia as respostas à luz vermelho-distante contínua. e O fitocromo B medeia as respostas à luz vermelha ou branca contínua. Rotas de sinalização do fitocromo e Os fitocromos podem mudar rapidamente potenciais de membrana e fluxos de íons. e O fitocromo regula a expressão gênica por uma vasta gama de elementos modulares. e O fitocromo em si pode ser fosforilado e desfosforilado. e A fotomorfogênese induzida pelo fitocromo envolve a degradação de proteínas (Figura 16.13). Respostas à luz azul e fotorreceptores e Em comparação com as respostas às luzes vermelha e vermelho-distante, as respostas à luz azul geralmente apresentam períodos de atraso mais longos e mais persistência após o desaparecimento do sinal de luz (Figuras 16.14, 16.15). Criptocromos e A ativação do cromóforo flavina adenina dinucleotídeo (FAD) provoca uma mudança conformacional no criptocromo, permitindo que ele se ligue a outros parceiros proteicos. e Homólogos do criptocromo 1, 2 e 3 têm diferentes efeitos no desenvolvimento e estão localizados diferentemente dos fitocromos (Figura 16.16). Capítulo 16 e Sinais da Luz Solar e Considerando que o fitocromo promove a degradação de proteínas via COP1, os criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida pelo COP1, levando à fotomorfogênese (comparar Figuras 16.13 e 16.17). A ação conjunta do criptocromo, do fitocromo e das fototropinas e Tanto o fitocromo como o criptocromo inibem o alongamento do caule (Figura 16.18). e O fitocromo interage com o criptocromo para regular o florescimento, e ambos os tipos de fotorreceptores são necessários para manter os ciclos circadianos. Fototropinas e Da mesma maneira que os criptocromos, as fototropinas medeiam as respostas à luz azul; as fototropinas 1 e 2 são sensíveis a intensidades de luz azul diferentes e sobrepostas. e As fototropinas estão localizadas na membrana

plasmática, e cada uma tem dois cromóforos mononucleotídeo de flavina (FMN) que podem induzir mudanças conformacionais (Figuras 16.19, 16.20). e Quando as fototropinas são ativadas por luz azul, seu domínio de quinase é “libertado” (uncaged), causando autofosforilação (Figura 16.21). e As fototropinas medeiam a acumulação de cloroplastos e as respostas de evitamento à luz fraca e forte via montagem de filamentos de actina F (Figuras 16.22, 16.23). e A luz azul, detectada pelas fototropinas, provoca a ativação das H*-ATPases da membrana plasmática e, por fim, regula a abertura estomática. No entanto, a quinase que ativa as H*-ATPases ainda não foi identificada (Figuras 16.24, 16.25). Respostas à radiação ultravioleta e O fotorreceptor envolvido nas respostas à radiação UV-B é o UVR8. e Ao contrário de outros fitocromos, criptocromos e fototropinas, o UVR8 carece de um cromóforo prostético. e O UVR8 interage com o complexo de COP1-SPA para ativar a transcrição de genes induzidos pela UV-B. 475

- O movimento do Pfr do citosol para o núcleo permite a transcrição, regulada pelo fitocromo, no núcleo (**Figura 16.11**).

Respostas do fitocromo

- As fotorrespostas exibem vários períodos de atraso (*lag times*, entre a exposição à luz e a resposta subsequente) e períodos de escape (*escape times*, em que a resposta só é reversível por determinado tempo).
- As respostas iniciadas pelo fitocromo enquadram-se em uma de três categorias principais: respostas à fluência muito baixa (VLFRs), respostas à baixa fluência (LFRs) ou respostas à alta irradiância (HIRs) (**Figura 16.12**).
- O fitocromo A medeia as respostas à luz vermelho-distante contínua.
- O fitocromo B medeia as respostas à luz vermelha ou branca contínua.

Rotas de sinalização do fitocromo

- Os fitocromos podem mudar rapidamente potenciais de membrana e fluxos de íons.
- O fitocromo regula a expressão gênica por uma vasta gama de elementos modulares.
- O fitocromo em si pode ser fosforilado e desfosforilado.
- A fotomorfogênese induzida pelo fitocromo envolve a degradação de proteínas (**Figura 16.13**).

Respostas à luz azul e fotorreceptores

- Em comparação com as respostas às luzes vermelha e vermelho-distante, as respostas à luz azul geralmente apresentam períodos de atraso mais longos e mais persistência após o desaparecimento do sinal de luz (**Figuras 16.14, 16.15**).

Criptocromos

- A ativação do cromóforo flavina adenina dinucleotídeo (FAD) provoca uma mudança conformacional no criptocromo, permitindo que ele se ligue a outros parceiros proteicos.
- Homólogos do criptocromo 1, 2 e 3 têm diferentes efeitos no desenvolvimento e estão localizados diferentemente dos fitocromos (**Figura 16.16**).
- Considerando que o fitocromo promove a degradação de proteínas via COP1, os criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida pelo COP1, levando à fotomorfogênese (comparar **Figuras 16.13 e 16.17**).

A ação conjunta do criptocromo, do fitocromo e das fototropinas

- Tanto o fitocromo como o criptocromo inibem o alongamento do caule (**Figura 16.18**).
- O fitocromo interage com o criptocromo para regular o florescimento, e ambos os tipos de fotorreceptores são necessários para manter os ciclos circadianos.

Fototropinas

- Da mesma maneira que os criptocromos, as fototropinas medeiam as respostas à luz azul; as fototropinas 1 e 2 são sensíveis a intensidades de luz azul diferentes e sobrepostas.
- As fototropinas estão localizadas na membrana plasmática, e cada uma tem dois cromóforos mononucleotídeo de flavina (FMN) que podem induzir mudanças conformacionais (**Figuras 16.19, 16.20**).
- Quando as fototropinas são ativadas por luz azul, seu domínio de quinase é "libertado" (*uncaged*), causando autofosforilação (**Figura 16.21**).
- As fototropinas medeiam a acumulação de cloroplastos e as respostas de evitamento à luz fraca e forte via montagem de filamentos de actina F (**Figuras 16.22, 16.23**).
- A luz azul, detectada pelas fototropinas, provoca a ativação das H^+-ATPases da membrana plasmática e, por fim, regula a abertura estomática. No entanto, a quinase que ativa as H^+-ATPases ainda não foi identificada (**Figuras 16.24, 16.25**).

Respostas à radiação ultravioleta

- O fotorreceptor envolvido nas respostas à radiação UV-B é o UVR8.
- Ao contrário de outros fitocromos, criptocromos e fototropinas, o UVR8 carece de um cromóforo prostético.
- O UVR8 interage com o complexo de COP1-SPA para ativar a transcrição de genes induzidos pela UV-B.

MATERIAL DA INTERNET * Tópico 16.1 Mougeotia: um cloroplasto diferente Experimentos com irradiação por microfeixes foram utilizados para localizar o fitocromo nessa alga verde filamentosa. e Tópico 16.2 O fitocromo e as respostas à irradiância alta Experimentos com dois comprimentos de onda ajudaram a demonstrar o papel do fitocromo em HIRs. * Tópico 16.3 na internet Efeitos do fitocromo sobre fluxos iônicos O fitocromo regula os fluxos iônicos através das membranas mediante alteração da atividade dos canais iônicos e da bomba de prótons da membrana plasmática. * Ensaio 16.1 Acordado por um flash de luz solar Quando colocadas em um ambiente de solo apropriado, as sementes adquirem uma extraordinária sensibilidade à luz, de forma que a germinação pode ser estimulada por uma exposição à luz solar inferior a 1 segundo durante os processos de cultivo do solo. Leituras sugeridas Burgie, E. S,, Bussell, A. N., Walker, J. M., Dubiel, K., and Vierstra, R. D. (2014) Crystal structure of the photosensing module from a red/far-red light-absorbing plant phytochrome. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 111: 10179-10184. Christie, J. M., and Murphy, A. S. (2013) Shoot phototropism in higher plants: New light through old concepts. Am. J. Bot. 100: 35-46. Christie, J. M. Kaiserli, E, and Sullivan, S. (2011) Light sensing at the plasma membrane. In Plant Cell Monographs, Vol. 19: The Plant Plasma Membrane, A. S. Murphy, W. Peer, and B. Schulz, eds., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 423443. Inoue, S.-I, Takemiya, A., and Shimazaki, K.-I. (2010) Phototropin signaling and stomatal opening as a model case. Curr. Opin. Plant Biol. 13: 587-598. Leivar, P., and Monte, E. (2014) PIFs: Systems integrators in plant development. Plant Cell 26: 56-78. Liscum, E., Askinosie, S. K. Leuchtman, D. L., Morrow, J., Willenburg, K. T. and Coats, D. R. (2014) Phototropism: Growing towards an understanding of plant movement. Plant Cell 26: 38-55. Rizzini, L., Favory, J.-J., Cloix, €., Faggionato, D., O'Hara, A,, Kaiserli, E. Baumeister, R, Schãfer, E. Nagy, F., Jenkins, G. 1, etal. (2011) Perception of UV-B by the Arabidopsis UVRS8 protein. Science 332: 103-106. Rockwell, R. C., Duanmu, D., Martin, S.S., Bachy, C., Price, D. C., Bhattachary, D., Worden, A. Z., and Lagariasa, J. K. (2014) Eukaryotic algal phytochromes span the visible spectrum. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 111: 3871-3876. Swartz, T. E. Corchnoy,

S. B. Christie, J. M, Lewis, J. W. Szundi, I., Briges, W. R. and Bogomolni, R. A. (2001) The photocycle of a flavin-binding domain of the blue light photoreceptor phototropin. J. Biol. Chem. 276: 36493-36500. Takala, H,, Bjorling, A, Berntsson, O, Lehtivuoril, H, Niebling, S., Hoernke, M., Kosheleva, I., Henning, R,, Menzel, A. Janne, A, et al. (2014) Signal amplification and transduction in phytochrome photosensors. Nature 509: 245-249. Takemiya, A., Sugiyama, N., Fujimoto, H. Tsutsumi, T, Yamauchi, S. Hiyama, A., Tadao, Y., Christie, J. M., and Shimazaki, K.-I. (2013) Phosphorylation of BLUS1 kinase by phototropins is a primary step in stomatal opening. Nat. Commun. 4: 2094, DOI: 10.1038/ ncomms3094 Takemiya, A. Yamauchi, S., Yano, T. Ariyoshi, €, and Shimazaki, K.-I. (2013) Identification of a regulatory subunit of protein phosphatase 1, which mediates blue light signaling for stomatal opening. Plant Cell Physiol. 54: 24-35. Wada, M. (2013) Chloroplast movement. Plant Sci. 210: 177-182.

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 16.1 ***Mougeotia*: um cloroplasto diferente** Experimentos com irradiação por microfeixes foram utilizados para localizar o fitocromo nessa alga verde filamentosa.
- Tópico 16.2 **O fitocromo e as respostas à irradiância alta** Experimentos com dois comprimentos de onda ajudaram a demonstrar o papel do fitocromo em HIRs.
- Tópico 16.3 na internet **Efeitos do fitocromo sobre fluxos iônicos** O fitocromo regula os fluxos iônicos através das membranas mediante alteração da atividade dos canais iônicos e da bomba de prótons da membrana plasmática.
- Ensaio 16.1 **Acordado por um *flash* de luz solar** Quando colocadas em um ambiente de solo apropriado, as sementes adquirem uma extraordinária sensibilidade à luz, de forma que a germinação pode ser estimulada por uma exposição à luz solar inferior a 1 segundo durante os processos de cultivo do solo.

Embriogênese s plantas mostram um intrigante contraste no desenvolvimento em relação aos animais, não somente com respeito às suas diversas formas, mas também em como essas formas surgem. Uma sequoia, por exemplo, pode crescer por milhares de anos antes de alcançar um tamanho suficientemente grande para um automóvel passar através de seu tronco. Por outro lado, um indivíduo de Arabidopsis pode completar seu ciclo de vida em pouco mais de um mês, dificilmente produzindo mais do que um punhado de folhas (Figura 17.1). Mesmo sendo diferentes, as duas espécies utilizam mecanismos de crescimento comuns a todas as plantas multicelulares, nas quais a forma é elaborada gradualmente por meio de processos adaptativos de crescimento pós-embrionário. Animais, em comparação, em geral têm um padrão de desenvolvimento mais previsível, no qual o plano básico corporal é amplamente determinado durante a embriogênese. Essas diferenças entre plantas e animais podem ser compreendidas parcialmente em termos de estratégias de sobrevivência contrastantes. Sendo fotossintéticas, as plantas dependem de padrões de crescimento flexíveis que permitem a elas se adaptar a locais fixos onde as condições podem ser inferiores ao ideal, especialmente em relação à luz solar, e variar com o tempo. Os animais, sendo heterotróficos, em vez disso, desenvolveram mecanismos para a mobilidade. Neste capítulo, são consideradas as características essenciais do desenvolvimento vegetal e a natureza dos mecanismos que dirigem esses padrões flexíveis do crescimento vegetal. Ao querer compreender o desenvolvimento vegetal, os biólogos são confrontados com duas questões gerais. A primeira é o desafio de formular descrições claras e relevantes das mudanças que ocorrem ao longo do tempo. À medida que um organismo cresce, há aumentos correspondentes em sua complexidade, e, sendo assim, como essa complexidade pode ser descrita de maneira mais simples? Em que extensão o crescimento está associado à divisão celular, à expansão celular e a processos específicos de diferenciação? Como os fatores ambientais influenciam os processos de crescimento? Com uma descrição detalhada do crescimento no local, os biólogos podem começar a tratar um segundo conjunto de questões que se relacionam à natureza dos mecanismos subjacentes: como os padrões característicos de crescimento podem ser explicados por processos determinados geneticamente? Como esses

programas intrínsecos de desenvolvimento estão ligados a influências externas, como níveis de nutrientes, aportes de energia e estresses?

 Figura 17.1 . Dois exemplos contrastantes de forma vegetal originada de processos de crescimento indeterminado. (A) A árvore candelabro (Chandelier Tree), famosa Seguoia sempervirens que se adaptou a muitos desafios durante sua existência aproximada de 2.400 anos. (B) A forma compacta e o ciclo de vida rápido da espécie muito menor Arabidopsis thaliana tem feito dela um modelo útil para a compreensão dos mecanismos que orientam o crescimento e o desenvolvimento vegetal. Que tipos de mecanismos fazem a mediação deste acoplamento? Que componentes físicos estão envolvidos, como eles são organizados aos níveis celulares e teciduais, e como seus comportamentos dinâmicos são regulados no tempo e no espaço? Para tratar dessas questões, este capítulo começa com um breve panorama dos aspectos essenciais da organização e do ciclo de vida das plantas e como eles se relacionam aos processos básicos de crescimento. Como pano de fundo para essa discussão, várias abordagens que podem ser utilizadas para fornecer uma descrição detalhada e quantitativa do crescimento e do desenvolvimento são revisadas no Apêndice 2 na internet. Construindo esse fundamento, é considerado, então, de que modo abordagens fisiológicas, moleculares e genéticas podem proporcionar ideias valiosas sobre a regulação desses processos. Visão geral do crescimento e do desenvolvimento vegetal Um aspecto essencial de quase todas as plantas terrestres é seu estilo de vida sedentário. Devido à sua capacidade de realizar fotossíntese, plantas posicionadas de maneira favorável podem obter rapidamente a energia e os nutrientes de que necessitam para crescer e sobreviver. Desobrigadas da necessidade de se mover, as plantas nunca desenvolveram o tipo de complexidade anatômica que permite a mobilidade nos animais. Em vez disso, constata-se nelas uma anatomia relativamente rígida, adaptada à captura de energia luminosa e de nutrientes. Como consequência, as células vegetais, diferentemente das células animais, estão firmemente aderidas às suas vizinhas, em uma matriz relativamente inflexível e muitas vezes lenhosa. Essa anatomia rígida impõe limites ao modo de crescimento da planta. As células são adicionadas progressivamente ao corpo pela atividade de tecidos localizados, denominados meristemas. Em comparação, muitos aspectos do desenvolvimento animal, incluindo a formação de camadas de

tecido primário, são caracterizados pela migração de células para novos locais. Enquanto o hábito sedentário das plantas permite uma organização relativamente simples, essa falta de mobilidade coloca desafios significativos. Por serem incapazes de se deslocar para hábitats ideais, as plantas precisam, em vez disso, adaptar-se a seus ambientes locais. Essa adaptação pode ocorrer em um nível fisiológico, bem como ser alcançada mediante padrões flexíveis de desenvolvimento que caracterizam o crescimento vegetativo. Um elemento-chave desse crescimento adaptativo é a presença de tecidos meristemáticos, os quais contêm um estoque de células cujo destino permanece indeterminado. Por meio da proliferação e da diferenciação reguladas dessas células, as plantas são capazes de produzir uma diversidade de formas complexas adaptadas ao ambiente local.

(A)

O desenvolvimento esporofítico pode ser dividido em três estágios principais O desenvolvimento do esporófito das espermatófitas pode ser dividido em três estágios principais (Figura 17.2): embriogênese, desenvolvimento vegetativo e desenvolvimento reprodutivo. EMBRIOGÊNESE O termo embriogênese descreve o processo pelo qual uma única célula é transformada em uma entidade multicelular com uma organização característica, mas normalmente rudimentar. Na maioria das espermatófitas, a embriogênese ocorre dentro do rudimento seminal (óvulo), uma estrutura especializada formada no interior dos carpelos da flor. A sequência global do desenvolvimento embrionário é altamente previsível, talvez refletindo a necessidade de o embrião ser efetivamente acondicionado dentro dos tegumentos, maternalmente derivados, que formam a semente. Com essa consistência, a embriogênese fornece alguns dos exemplos mais evidentes dos processos básicos de padronização em plantas. Entre esses processos, estão aqueles responsáveis pelo estabelecimento da polaridade, desse modo proporcionando a estrutura na qual as células se diferenciam de acordo com suas posições no embrião. Dentro dessa estrutura, grupos de células tornam-se funcionalmente especializaFigura 17.2 Principais fases do desenvolvimento do esporófito. Durante a embriogênese, o zigoto unicelular elabora uma organização rudimentar, mas polar, que exibe grupos de células indeterminadas contidas nos meristemas apicais do caule e da raiz. Durante o desenvolvimento vegetativo, padrões de crescimento indeterminado, que refletem aportes (inputs) de programas intrínsecos e de fatores ambientais, produzem uma arquitetura variável de caule e raiz. Durante o desenvolvimento reprodutivo, os meristemas apicais do caule (MACS), vegetativos, são reprogramados para produzir uma série característica de órgãos florais, incluindo carpelos e estames, em que a geração gametofítica se inicia. Embriogênese Desenvolvimento Capítulo 17 vegetativo Meristema Capítulos 18, 19 apical do caule Zigoto Tess Meristema 7 apical da raiz adulta não reprodutiva Embrião maduro/ plântula Desenvolvimento 479 Capítulo 17 e Embriogênese dos para formar tecidos epidérmicos, corticais e vasculares. Certos grupos de células, conhecidos como meristemas apicais, são estabelecidos nas extremidades em crescimento do caule e da raiz e possibilitam a elaboração de tecidos e órgãos adicionais durante o crescimento

vegetativo subsequente. Ao final da embriogênese, ocorrem numerosas mudanças fisiológicas que tornam o embrião apto a resistir a longos períodos de dormência e condições ambientais adversas (ver Tópico 17.1 na internet). DESENVOLVIMENTO VEGETATIVO Com a germinação, o embrião quebra seu estado de dormência e, pela mobilização das reservas armazenadas, começa um período de crescimento vegetativo. Dependendo da espécie, a germinação ocorre em resposta a uma combinação de fatores, que pode incluir o tempo, a umidade e a duração de frio, calor e luz (ver Tópico 17.1 na internet e Capítulo 18). Recorrendo inicialmente às reservas armazenadas em seus cotilédones (p. ex. feijão) ou no endosperma (p. ex, gramíneas), a plântula constrói sua forma rudimentar, mediante a atividade dos meristemas apicais da raiz e do caule. Por meio da fotomorfogênese (ver Capítulo 16) e do posterior desenvolvimento da parte aérea, a plântula torna-se fotossinteticamente capacitada, possibilitando, assim, o crescimento vegetativo subsequente. a Estame Vs I 250 reprodutivo Capítulo 20 adulta reprodutiva Fecundação Capítulo 21

Diferentemente do crescimento dos animais, o crescimento vegetativo costuma ser indeterminado — não predeterminado, mas sujeito à variação sem um ponto final definido. Esse crescimento indeterminado é caracterizado por programas reiterados de desenvolvimento de órgãos laterais que permitem à planta elaborar uma arquitetura mais adequada ao ambiente local.
DESENVOLVIMENTO REPRODUTIVO Após um período de crescimento vegetativo, as plantas respondem a uma combinação de estímulos internos e externos, incluindo tamanho, temperatura e fotoperíodo, para experimentar a transição para o desenvolvimento reprodutivo. Em plantas floríferas, essa transição envolve a formação de meristemas florais especializados que originam as flores. Os processos pelos quais os meristemas florais são especificados e depois se desenvolvem, produzindo uma sequência estereotipada de formação de órgãos, têm proporcionado alguns dos exemplos mais bem estudados de desenvolvimento vegetal, os quais são descritos em detalhe no Capítulo 20. Nas seções seguintes, serão examinados vários exemplos fundamentais de desenvolvimento vegetal e será estudado como os métodos moleculares e genéticos têm contribuído para a nossa compreensão de como são alcançadas diferenças regionais no crescimento. Embriogênese: as origens da polaridade Nas espermatófitas, a embriogênese transforma um zigoto unicelular em um indivíduo consideravelmente mais complexo contido em uma semente madura. Desse modo, a embriogênese fornece muitos exemplos de processos de desenvolvimento pelos quais a arquitetura básica da planta é estabelecida, abrangendo a elaboração de formas (morfogênese), a formação associada de estruturas funcionalmente organizadas (organogênese) e a diferenciação de células para produzir tecidos anatômica e funcionalmente distintos (histogênese). Os meristemas apicais presentes nas extremidades dos eixos de caules e raízes constituem uma característica essencial dessa arquitetura básica (ver Figura 17.2) e são fundamentais para sustentar os padrões indeterminados de crescimento vegetativo. Por fim, o desenvolvimento do embrião retrata mudanças complexas na fisiologia que lhe permitem suportar prolongados períodos de inatividade (dormência) e reconhecer e interpretar estímulos do ambiente que sinalizam à planta para a retomada do crescimento

(germinação). Nas seções seguintes, a partir de várias perspectivas, será visto como se origina a complexidade do embrião. Inicialmente, será feita uma descrição detalhada da embriogênese de Arabidopsis, destacando similaridades e diferenças com a embriogênese em outras plantas superiores. A seguir, será estudada a natureza dos sinais que guiam os complexos padrões de crescimento e diferenciação no embrião, com várias linhas de evidência realçando a importância dos sinais dependentes da posição. Por fim, serão explorados exemplos que ilustram como abordagens moleculares e genéticas proporcionam a compreensão dos mecanismos que traduzem esses sinais em padrões organizados de crescimento. A embriogênese difere entre eudicotiledôneas e monocotiledôneas, mas também tem processos fundamentais comuns As comparações anatômicas destacam diferenças nos padrões de embriogênese observadas entre grupos distintos de espermatófitas, como aquelas entre monocotiledôneas e dicotiledôneas. A Arabidopsis (uma eudicotiledônea) e o arroz (uma monocotiledônea) fornecem dois exemplos de embriogênese que diferem em detalhes, mas que compartilham certas características básicas comuns em relação ao estabelecimento dos principais eixos de crescimento. Aqui será descrita a embriogênese de Arabidopsis em detalhes. Um relato do padrão um pouco distinto da embriogênese em monocotiledôneas exemplificado pelo arroz é fornecido no Tópico 17.2 na internet. EMBRIOGÊNESE DE ARABIDOPSIS Em virtude do tamanho relativamente pequeno do embrião de Arabidopsis, os padrões de divisão celular pelos quais ele se desenvolve são relativamente simples e facilmente seguidos. Cinco estágios, cada qual vinculado à forma do embrião, são amplamente reconhecidos: 1. Estágio zigótico. O primeiro estágio do ciclo de vida diploide começa com a fusão da oosfera e do gameta masculino para formar um zigoto unicelular. O crescimento polarizado dessa célula, seguido por uma divisão transversal assimétrica, dá origem a uma pequena célula apical e a uma célula basal alongada (Figura 17.34). 2. Estágio globular. A célula apical passa por uma série de divisões (Figura 17.3B-D), gerando um embrião globular esférico de oito células (octante) que exibe simetria radial (ver Figura 17.3€). Divisões celulares adicionais aumentam o número de células no embrião globular (ver Figura 17.3D) e criam a camada externa, a protoderme, que mais tarde se tornará a epiderme. 3. Estágio de coração. Divisão celular

concentrada em duas regiões ocorre em ambos os lados do futuro meristema apical do caule para formar os dois cotilédones, dando ao embrião simetria bilateral (Figura 17.3E e F. 4. Estágio de torpedo. Os processos de alongamento e diferenciação celular ocorrem ao longo do eixo embrionário. Distinções visíveis entre os tecidos adaxiais e abaxiais dos cotilédones tornam-se aparentes (Figura 17.36). 5. Estágio maduro. Ao final da embriogênese, o embrião e a semente perdem água e tornam-se metabolicamente inativos à medida que entram em dormência (discutido no Capítulo 18). Compostos de reserva acumulam-se nas células no estágio maduro (Figura 17.3H).

Célula apical Célula basal Cotilédone 50 um 50 um Figura 17.3 Os estágios da embriogênese de Arabidopsis são caracterizados por padrões exatos de divisões celulares. (A) Embrião unicelular após a primeira divisão do zigoto, que forma as células apical e basal. (B) Embrião bicelular. (C) Embrião de oito células. (D) Meio do estágio globular, que desenvolveu uma protoderme distinta (camada superficial). (E) Início do estágio de coração. (F) Estágio de coração tardio. (G) Estágio de torpedo. (H) Embrião maduro. (De West e Harada, 1993; fotografias de K. Matsudaira Yee; cortesia de John Harada, O American Society of Plant Biologists, reimpressa com permissão.) Uma comparação da embriogênese em Arabidopsis, uma eudicotiledônea, com a de arroz, uma monocotiledônea, assim como em muitas outras plantas, ilustra as diferenças no tamanho, na forma, no número de células e nos padrões de divisão do embrião. Apesar dessas diferenças, emergem muitas características em comum, que podem ser generalizadas para todas as espermatófitas. Talvez a mais fundamental dessas características relacione-se à polaridade. Iniciando com um zigoto unicelular, os embriões tornam-se progressivamente mais polarizados pelo seu desenvolvimento ao longo de dois eixos: um eixo apical-basal, que vai da extremidade do caule até a extremidade da raiz, e um eixo radial, perpendicular ao eixo apical-basal, o qual se estende do centro da planta para o exterior (Figura 17.4). Nas seções seguintes, será considerado como esses eixos são estabelecidos e discutido como processos moleculares específicos orientam seu desenvolvimento. Grande parte da discussão enfocará Arabidopsis, que não é so481 Capítulo 17 e Embriogênese Protoderme Ápice do caule Cotilédone Ápice da raiz Lo 4 50 um 50 um mente um poderoso modelo para estudos moleculares e genéticos, mas também exibe divisões celulares simples e altamente estereotipadas durante os estágios iniciais de seu desenvolvimento embrionário. Pela observação das alterações nesse padrão simples, pode-se reconhecer mais facilmente tanto os fatores fisiológicos como os genéticos que influenciam o desenvolvimento do embrião. Uma representação gráfica das primeiras divisões celulares em Arabidopsis, fornecida na Figura 17.5, oferece uma orientação adequada para a discussão a seguir. (Para uma discussão do estabelecimento da polaridade em um zigoto de alga, ver Tópico 17.3 na internet.) radial 1 D-Eixo apical-basal Y Figura 17.4 Em

corte longitudinal (à esquerda), o eixo apical-basal estende-se entre as extremidades da raiz e do caule embrionários. Em corte transversal (à direita), o eixo radial estende-se do centro à superfície através dos tecidos vasculares, fundamentais e epidérmicos.

Antípodas Célula-filha Região embrionária N apical apical Núcleos = Região polares Célula- embrionária a | “filha central Sinérgides O basal N a y a Hipófise | - Vacúolo — il Qostera =") Suspensor I Saco embrionário Zigoto 1 célula 8 células 16 células Estágio globular inicial Cotilédones Célula lenticular Estágio globular tardio Estágio de transição Figura 17.5 Padrão de formação durante a embriogênese de Arabidopsis. Uma série de estágios sucessivos é mostrada para ilustrar como células específicas no embrião jovem contribuem para a formação de atributos específicos anatomicamente definidos da plântula. Os grupos de células clonais (células que podem ser rastreadas até sua origem a partir de uma progenitora comum) são indicados por cores distintas. Seguindo a divisão assimétrica do zigoto, a célula-filha apical menor divide-se e forma um embrião de oito células, consistindo em duas fileiras de quatro células cada uma. A fileira superior origina o meristema apical do caule e a maior parte dos primórdios cotiledonares. A fileira inferior produz o hipocótilo e parte dos cotilédones, a raiz embrionária e as células superiores do meristema apical da raiz. A célula-filha basal produz uma série única de células que constitui o suspensor. A célula superior do suspensor torna-se a hipófise (azul), que é parte do embrião. A hipófise divide-se para formar o centro quiescente e as células-tronco (iniciais) que constituem a coifa. (De Laux et al., 2004.) A polaridade apical-basal é estabelecida na embriogênese A polaridade é uma característica típica das espermatófitas, em que os tecidos e os órgãos estão dispostos em uma ordem estereotipada ao longo de um eixo que se estende do meristema apical do caule ao meristema apical da raiz. Uma manifestação precoce desse eixo apical-basal é vista no próprio zigoto, o qual se alonga cerca de três vezes mais e se torna polarizado em relação a sua composição intracelular. A extremidade apical do zigoto é densamente citoplasmática, em oposição à extremidade basal, que contém um grande vacúolo central. Essas diferenças na densidade citoplasmática são estabelecidas quando o zigoto se divide assimetricamente, dando origem a uma pequena célula apical densamente citoplasmática e a uma célula basal vacuolada maior (ver Figuras 17.34 e 17.5). As duas células produzidas pela divisão do zigoto também são distinguidas também pelo destino de seu desenvolvimento subsequente.

Aproximadamente todo o embrião, e por fim a planta madura, é derivado da célula Meristema apical do caule Raiz primária Centro quiescente e coifa Plântula Estágio de coração tardio apical menor, que primeiro sofre duas divisões longitudinais, depois um conjunto de divisões transversais (produzindo novas paredes celulares em ângulos retos com o eixo apical-basal), para gerar o embrião globular de oito células (octante) (ver Figuras 17.3C e 17.5). A célula basal tem um potencial de desenvolvimento mais limitado. Uma série de divisões transversais produz o suspensor filamentoso, o qual conecta o embrião ao sistema vascular da planta-mãe. Apenas o produto superior da divisão, conhecido como hipófise, é incorporado ao embrião maduro. Por meio de divisões celulares posteriores, a hipófise contribui para partes essenciais do meristema apical da raiz, incluindo a columela e os tecidos associados à coifa da raiz, e o centro quiescente (ver Figura 17.5), que será discutido mais adiante no capítulo. Desconsiderando a posição nas células que constituem o embrião globular octante, há pouco, para distinguir a aparência das fileiras de células superiores e inferiores. Todas as oito células, a seguir, dividem-se periclinalmente (as novas paredes celulares formam-se paralelamente à superfície do tecido) (Figura 17.6) para formar uma nova camada de células chamada de protoderme, que por fim forma a epiderme. À medida que o embrião aumenta em volume, as células da protoderme dividem-se anticlinalmente (as novas paredes celulares formam-se perpendicularmente à superfície do tecido) para aumentar a área desse tecido de uma camada celular de espessura. No início do estágio globular, grandes diferenças entre os destinos das séries superiores e inferiores de células começam a emergir: * A região apical, derivada do quarteto de células apicais, origina os cotilédones e o meristema apical do caule.

Dentro no redi Fora =. Divisão anticlinal Divisão periclinal e Eixo apical-basal * Aregião mediana, derivada do quarteto de células basais, origina o hipocótilo (caule embrionário), a raiz e as regiões apicais do meristema da raiz. * A hipófise, derivada da célula superior do suspensor, origina o restante do meristema da raiz. Mecanismos dependentes da posição guiam a embriogênese Os padrões reproduzíveis de divisão celular durante a embriogênese inicial em Arabidopsis podem sugerir que uma sequência fixa de divisão celular é essencial a essa fase de desenvolvimento. Essa consistência seria esperada se os destinos de células individuais dentro do embrião se tornassem fixados ou determinados inicialmente; uma vez estabelecidos seus destinos, essas células seriam encarregadas de programas fixos de desenvolvimento. Assim, um 483 Capítulo 17 e Embriogênese Figura 17.6 Divisão celular periclinal e anticlinal. As divisões periclinais produzem novas paredes celulares paralelas à superfície do tecido e, assim, contribuem para o estabelecimento de uma nova camada. As divisões anticlinais produzem novas paredes celulares perpendiculares à superfície do tecido e, assim, aumentam o número de células dentro de uma camada. mecanismo dependente da linhagem pode ser ligado à montagem de uma estrutura, a partir de um conjunto-padrão de partes de acordo com instruções autocontidas. Embora muitos exemplos de mecanismos dependentes da linhagem tenham sido documentados no desenvolvimento animal, esse tipo de modelo por si próprio não explica facilmente várias características gerais da embriogênese vegetal. Primeiro, esses mecanismos dependentes da linhagem são difíceis de conciliar com o padrão mais variável de divisão celular em geral observado durante a embriogênese em muitas outras plantas, incluindo o arroz e mesmo espécies estreitamente aparentadas com Arabidopsis. Segundo, mesmo para Arabidopsis, alguma variação limitada no comportamento da divisão celular durante a embriogênese normal pode ser vista, mediante acompanhamento dos destinos de células individuais com técnicas sensíveis ao mapeamento do destino (Figura 17.7). Por fim, podem-se considerar os exemplos exFigura 17.7 Os destinos de células embrionárias específicas não são rigidamente determinados. Esta análise rastreia os destinos de células individuais presentes em embriões jovens. O diagrama superior mostra um gene artificial que expressaria

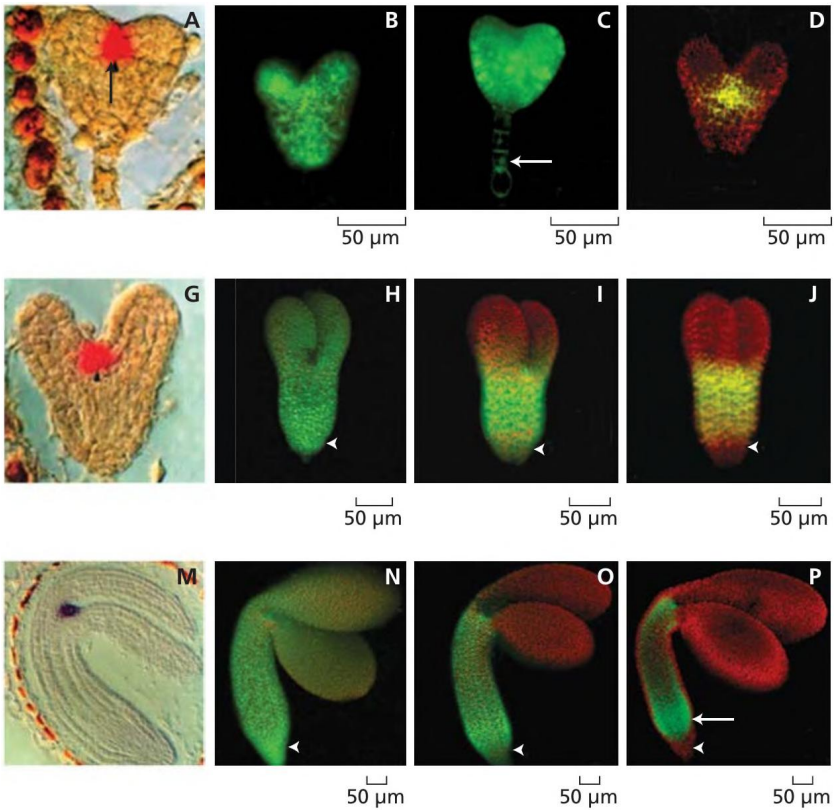
constitutivamente um repórter GUS, mas é bloqueado pela presença de um transpóson. A excisão aleatória do transpóson ativa a expressão do gene GUS em uma célula individual, proporcionando um marcador herdável para aquela célula e suas descendentes. Os embriões nos quais esses eventos de excisão ocorrem dão origem a plântulas com setores expressando GUS. No diagrama inferior, as plântulas de um desses experimentos são classificadas em categorias (indicadas por A-F), de acordo com as posições e as extensões de seus setores expressando GUS. Esses setores, cada qual proveniente de uma célula individual no embrião jovem, são mostrados alinhados com um diagrama de uma plântula à esquerda. Embora setores dentro de certas categorias, como E e F, sejam similares e provavelmente derivados de células em posição similar no embrião, há variação em seus terminais. Por exemplo, as extremidades superiores dos setores na categoria E coincidem em parte com as extremidades inferiores de alguns setores Promotor Transpóson Gene GUS (inativo) constitutivo Gene GUS inativo DNA Do devido à presença E LU, | do transpóson À Gene GUS (ativo) Infrequente, ativação aleatória do gene DNA GUS devido à excisão Los do transpóson E) Transcrição, tradução Estágio inicial do embrião y Setores derivados de células individuais do estágio inicial do embrião ABC—> D = [5 fo) Elos] fa Bi 5a | | 30 E LU Plântula So eo o N E fo) a dd) | na categoria D. Variabilidade similar pode ser vista em pontos terminais de outras classes de setores. Essa variabilidade é incoerente com um mecanismo dependente estritamente da linhagem para a determinação do destino celular, mas é mais facilmente explicada por mecanismos que respondem à retroalimentação a partir de sinais dependentes da Di Plântulas diferen tes de Arabidopsis posição. (De Scheres et al., 1994.)

484 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 17.8 Divisões celulares adicionais não impedem o estabelecimento dos elemen-. (A tos do padrão radial básico. Indivíduos de Arabidopsis com mutações no gene FASS (alternativamente, TON2) são incapazes de formar uma faixa de microtúbulos da pré-prófase em células de qualquer estágio de divisão. Plantas carregando essa mutação são altamente irregulares em suas divisões celulares e seus planos de expansão, e como conseguência são severamente deformadas. Entretanto, elas continuam a produzir tecidos reconhecíveis e órgãos em suas posições corretas. Embora os órgãos e os tecidos produzidos por essas plantas mutantes sejam altamente anormais, um padrão de tecidos radialmente orientados ainda é evidente. (Parte superior) Arabidopsis (D) tipo selvagem: (A) embrião no estágio globular inicial; (B) plântula vista de cima; (C) corte transversal de uma raiz. (Parte inferior) Estágios comparáveis de Arabidopsis homozigoto para a mutação fass: (D) embriogênese inicial; (E) plântula mutante vista de cima; (F) corte transversal de uma raiz mutante, mostrando a orientação aleatória das células, mas com uma ordem aproximada à do tipo selvagem: uma camada epidérmica externa envolve um córtex multicelular, que, por sua vez, circunda o cilindro vascular. (De Traas et al., 1995.) tremos fornecidos por certos mutantes de Arabidopsis que têm padrões de divisão celular nitidamente diferentes, mas ainda retêm a capacidade de formar as características embrionárias básicas (Figura 17.8). Dessa perspectiva, parece que o padrão relativamente previsível de divisão celular visto em Arabidopsis pode simplesmente refletir o pequeno tamanho de seu embrião, que estabelece limites físicos sobre a polaridade e as posições prováveis das divisões celulares iniciais. Portanto, a embriogênese parece envolver uma variedade de mecanismos, incluindo aqueles que não se baseiam somente em uma sequência fixa de divisões celulares. Processos de sinalização intercelular desempenham papéis-chave no direcionamento do desenvolvimento dependente da posição Dado que a morfogênese do embrião pode acomodar padrões variáveis de divisão celular, os processos de desenvolvimento que dependem dos mecanismos dependentes da posição que determinam o destino da célula parecem desempenhar papéis significativos. Tais mecanismos operariam pela modulação do comportamento das células de uma maneira que reflete sua posição no embrião em desenvolvimento,

em vez de sua linhagem. Esse tipo de mecanismo explicaria como formas equivalentes podem surgir mediante padrões diferentes de divisão celular. De tal processo Arabidopsis do tipo selvagem B) (6) Mutante homozigoto fass de determinação dependente da posição se poderia esperar que apresentasse três tipos gerais de elementos funcionais: 1. Deve haver sinais que signifiquem posições singulares dentro da estrutura em desenvolvimento. 2. Células individuais devem possuir os meios de estimar sua localização em relação às indicações da posição. 3. As células devem ter a capacidade de responder de um modo apropriado às indicações da posição. Essas exigências básicas focalizam a atenção sobre o contexto celular no qual os processos de sinalização operam. Como a propagação dos sinais através do espaço e do tempo é afetada pela constituição física da célula e sua relação com o tecido circundante? As características físicas, como membranas e paredes celulares, representam meramente obstáculos à comunicação intercelular ou são parte integrante dos mecanismos que possibilitam às saídas de sinalização ser reguladas em resposta a entradas adicionais? Nas seções seguintes, serão considerados vários exemplos que ilustram como processos de sinalização geneticamente definidos contribuem para o desenvolvimento embrionário. O desenvolvimento embrionário apresenta comunicação regulada entre células Talvez de uma maneira análoga a indivíduos dentro de um grupo social, células individuais dentro de um embrião

em desenvolvimento exibem uma gama de recursos que podem servir para possibilitar, limitar e transformar a informação durante a comunicação. Um aspecto notável de embriões em estágio inicial é o efeito relativamente pequeno que as paredes celulares têm sobre o movimento intercelular de certas classes de grandes moléculas. Estudos em plantas intactas mostram que grandes moléculas de proteína marcadas com corantes artificiais e fluorescentes podem se mover de célula para célula ao longo do embrião (Figura 17.9), provavelmente via pontes citoplasmáticas proporcionadas pelos plasmodesmos. À medida que o desenvolvimento progride, o movimento dessas moléculas torna-se mais restringido pelo tamanho e limitado espacialmente, sugerindo que o fluxo de informação regulado pelos plasmodesmos se torna mais importante para os estágios tardios de desenvolvimento, talvez para possibilitar padrões regionalizados de histogênese. Paradoxalmente, durante esses mesmos estágios precoces de desenvolvimento, o movimento de certas classes de moProteína-repórter GFP intermediária Proteína-repórter mRNA GFP pequena c Início do estágio de coração tardio Estágio de coração Estágio de semitorpedo [e 50 um Figura 17.9 O potencial de movimento intercelular de proteínas muda durante o desenvolvimento. As figuras mostram a distribuição de proteínas-repórter GFP pequenas (B, H, N), intermediárias (C, |, O) e grandes (D, J, P) em embriões de idades diferentes (estágios de coração inicial, A-F; de coração tardio, G-L, e de semitorpedo, M-R). Todos os constructos (constructs) são transcritos a partir de um promotor STM, que produz transcritos em regiões relativamente pequenas dos embriões, como mostrado pela hibridização in situ (A, G, M) 485 Capítulo 17 e Embriogênese léculas relativamente pequenas, incluindo o hormônio vegetal auxina de largo espectro, parece mais restrito. Como será visto, esse movimento intercelular regulado de moléculas desempenha um papel essencial em uma diversidade de processos de desenvolvimento, incluindo o estabelecimento da arquitetura axial do embrião. A análise de mutantes identifica genes para os processos de sinalização que são essenciais para a organização do embrião Vários tipos de mutantes têm sido analisados para obter ideias sobre os processos que auxiliam a estabelecer a polaridade básica do embrião. Muitos desses processos afetam proteínas que provavelmente contribuem para alguns aspectos da transdução de

sinal. Para isolar mutações que afetam especificamente processos de padronização embrionária, em vez de algumas atividades metabólicas essenciais, porém mais gerais, foram realizadas triagens para mutantes de plântulas defeituosas. Os mutantes obtidos foProteína-repórter GFP grande GUS , | Lo E | 50 um 50 um J K ES 7 L 4 | 50 um 50 um |) ? Q c — « Ls | L4 50 um 50 um 50 um ou por fusão a GUS (E, K, Q) não difusíveis ou a repórteres ER-GFP (FL, R). As proteínas pequenas parecem mover-se rapidamente em todos os estágios da embriogênese (B, H e N), porém, a mobilidade de proteínas maiores é menor e torna-se mais restrita em embriões mais velhos (C e D, le J, O e P). As setas indicam o núcleo em células do suspensor (C) e a expressão ectópica do promotor STM em hipocótilos (L e P-R). As pontas de setas indicam a raiz. Abreviações: c, cotilédones; h, hipocótilo; r, raiz. (De Kim et al., 2005.)



486 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 17.10 Os genes essenciais para a embriogênese de Arabidopsis foram identificados a partir de seus fenótipos mutantes. O desenvolvimento de plântulas mutantes é comparado aqui com o do tipo selvagem no mesmo estágio de desenvolvimento. (A) O gene GNOM ajuda a estabelecer a polaridade apical-basal. Uma planta homozigota para a mutação gnom é mostrada à direita. (B) O gene MONOPTEROS é necessário para a padronização basal e a formação da raiz primária. Uma planta homozigota para a mutação monopteros (à direita) possui um hipocótilo, um meristema apical do caule normal e cotilédones, mas não tem raiz primária. (C) Esquema de quatro tipos de mutantes com deleção. Em cada par, a região destacada da planta do tipo selvagem à esquerda está ausente na mutante à direita. (A de Mayer et al., 1993; B de Berleth e Jürgens, 1993; C de Mayer et al., 1991.) ram capazes de se desenvolver em sementes maduras, sugerindo um metabolismo relativamente intacto, mas exibindo uma organização anormal quando germinados e examinados quando plântulas. Entre esses mutantes estavam aqueles em que a morfologia apical-basal normal foi desfeita, de modo que ou o meristema apical do caule ou o meristema apical da raiz, ou ambos, foram perdidos. A natureza dos defeitos vistos nesses mutantes sugere que os genes correspondentes são necessários para o estabelecimento do padrão apical-basal normal (Figura 17.10). A clonagem de vários desses genes por técnicas baseadas em mapeamento (ver Tópico 2.2 na internet) tem oferecido algumas ideias sobre suas funções moleculares, que são resumidas a seguir. Como um lembrete, os biólogos de desenvolvimento denominam os genes identificados em varreduras de mutantes com nomes engenhosos sugeridos pelos fenótipos morfológicos observados. Por exemplo, o mutante werewolf* (wer) foi assim nomeado devido ao conjunto de células epidérmicas desordenadas e de pelos da raiz observado no mutante. * GURKE** (GK), denominado pela forma seme(A) Tipo selvagem vs. mutante gnom (B) Tipo selvagem vs. mutante monopteros = Os genes MONOPTEROS controlam a formação da raiz primária Os genes GNOM controlam a polaridade apical-basal (C) Diagrama esquemático dos tipos de mutantes Basal Tipo selvagem Mutante Tipo selvagem Mutante Central | gurke fackel Terminal monopteros sugerindo que esteróis são cruciais para o padrão de lhante ao

pepino do mutante, na qual os cotilédones e o meristema apical do caule são reduzidos ou perdidos, codifica uma acetil-CoA-carboxilase. Uma vez que a acetil-CoA-carboxilase é necessária para a síntese correta de ácidos graxos de cadeia muito longa (VLCFAs, de very-long-chain fatty acids) e esfingolipídeos, essas moléculas ou seus derivativos parecem ser cruciais para a padronização correta da porção apical do embrião. FACKEL (FK) foi originalmente interpretado como necessário para a formação do hipocótilo. Os mutantes exibem defeitos na formação de padrões complexos que abrangem cotilédones malformados, hipocótilo e raiz pequenos, e com frequência múltiplos meristemas de caule e raiz. FK codifica uma C-14 esterol redutase, *N. de T. Palavra inglesa para lobisomem. **N, de T. Palavra alemã para pepino. formação durante a embriogênese. e GNOM (GN) codifica um fator de troca do nucleotídeo guanina (GEF, de guanine exchange factor), que possibilita o transporte direcional de auxina pelo estabelecimento de uma distribuição polar de carregadores de efluxo de auxina PIN. * MONOPTEROS (MP), necessário para a formação normal de elementos basais tal como a raiz e o hipocótilo, codifica um fator de transcrição de resposta à auxina (ARE, de auxin response transcription factor). Essa pequena coleção de mutantes realça a significância potencial de processos específicos de sinalização para a embriogênese. Embora não seja bem compreendido como as mutações para GK e FK levam a defeitos de padrões de características embrionárias, as atividades bioquímicas previstas das proteínas codificadas por ambos os genes são coerentes com a ruptura de algumas formas de sinalização mediada por lipídeos. De modo semelhante, GN e MP po

dem ser ligados a processos de sinalização, ambos os quais característicos da auxina. Devido à riqueza do conjunto de informações sobre as respostas dependentes de auxina, serão considerados a seguir a importância do transporte polarizado de auxina e os papéis específicos de GN e MP em mais detalhe, incluindo como eles contribuem para o estabelecimento, dependente de auxina, de um eixo apical-basal do embrião em desenvolvimento. A auxina funciona como sinal químico móvel durante a embriogênese Como visto em alguns aspectos do desenvolvimento animal, substâncias designadas morfógenos desempenham papéis-chave no fornecimento de sinais de posição. Por meio de combinações de síntese, transporte e reciclagem (turnover), moléculas morfogênicas atingem uma distribuição gradual dentro dos tecidos, que, por sua vez, provoca uma gama de respostas dependentes da concentração. Os níveis variados e a mobilidade de certos hormônios vegetais e a gama de respostas fisiológicas que eles provocam sugerem o potencial dessas moléculas para atuar como morfógenos. Embora tenha sido mostrado que a auxina, as citocininas e o ácido abscísico (ABA) movem-se nas correntes transpiratórias no xilema e de fonte-dreno no floema (ver Capítulo 11), a auxina é o único hormônio vegetal transportado de forma polar de célula para célula em um modo dependente de energia. A auxina (ácido indol-3-acético, ou ATA) e seus análogos sintéticos são conhecidos como morfógenos, à medida que podem ser usados para induzir a formação de embriões de células somáticas e podem induzir respostas dependentes da concentração específicas em tecidos-alvo. Essas respostas correlacionam-se com gradientes discretos que ocorrem durante o desenvolvimento embrionário; esses gradientes são criados por uma combinação de síntese localizada de auxina e processos intercelulares, coletivamente descritos como transporte polar de auxina. A polaridade da planta é mantida por correntes polares de auxina O transporte polar de auxina é encontrado em quase todas as plantas, incluindo briófitas e pteridófitas. Estudos iniciais desse fenômeno focaram no movimento de auxina em tecidos apicais e epidérmicos durante respostas fototrópicas de plântulas (ver Capítulo 18). O transporte polar de auxina à longa distância através do parênquima vascular, desde sítios de síntese em tecidos apicais e folhas jovens até a ponta da raiz, mostrou regular o alongamento do

caule, a dominância apical e a ramificação lateral (ver Capítulo 19). Fluxos de auxina redirecionados no ápice da raiz para a epiderme da raiz mostraram ser necessários para as respostas gravitrópicas desse órgão (ver Capítulo 18). O transporte polar de auxina foi verificado por ensaios com traçadores radiativos de auxina e análises de espectrometria de massa do conteúdo de auxina em tecidos discretos. Mais recentemente, o uso de repórteres para auxina para registrar as concentrações relativas de auxina em células individuais e tecidos tornou-se o meio preferido de visua487 Capítulo 17 e Embriogênese lização dos níveis desse hormônio em plantas intactas. Os repórteres usados com mais frequência têm como base DRS, um promotor artificial responsivo à auxina que é fusionado a um gene repórter (cuja atividade é facilmente visualizada). Fusões de DR5 à B-glucuronidase (GUS), que produz uma cor azul quando incubada com substratos cromogênicos tais como p-nitrofenil-p-D-glucuronídeo, e a proteína verde fluorescente (GFP, de green fluorescent protein) ou proteínas fluorescentes similares, são largamente utilizadas (p. ex, ver Figura 1.30). Entretanto, repórteres com base em DR5 requerem a transcrição gênica para funcionar, o que atrasa a resposta à auxina. Um repórter mais dinâmico, DII-Venus, tem como base uma fusão de uma variante da proteína amarela fluorescente a uma porção da proteína correceptora de auxina AUX/AIA, que é rapidamente degradada na presença de auxina (ver Capítulo 15). DII-Venus degrada-se (desaparece) rapidamente quando auxina está presente. Por convenção, o transporte de auxina dos ápices do caule e da raiz para a zona de transição raiz-caule é referido como um fluxo basípeto, enquanto o fluxo de auxina para baixo na raiz é referido como transporte acrópeto. Como essa terminologia pode ser confusa, uma terminologia mais nova designa o termo transporte em direção à raiz (rootward) para todos os fluxos de auxina direcionados para o ápice da raiz e o termo transporte em direção ao caule (shootward) para qualquer fluxo direcional para longe do ápice da raiz. Ambos os transportes de auxina em direção à raiz e em direção ao caule são mecanismos primários para efetuar o crescimento direcional e plástico programado. O transporte polar ocorre de célula a célula, em vez de por via simplástica, ou seja, a auxina sai de uma célula pela membrana plasmática, difunde-se através da parede celular e entra na próxima célula pela de sua membrana plasmática (Figura 17.11). O processo total requer

energia metabólica, conforme evidenciado pela sensibilidade do transporte polar à falta de O,, à depleção de sacarose e a inibidores metabólicos. Em alguns tecidos, a velocidade do transporte polar de auxina pode ser superior a 10 mm h", que é mais rápida que a difusão, mas mais lenta que as taxas de translocação no floema (ver Capítulo 11). O transporte polar é específico para todas as auxinas naturais e algumas sintéticas; outros ácidos orgânicos fracos, análogos inativos de auxina e conjugados de AIA são fracamente transportados. Embora gradientes polares de concentração de auxina no embrião pareçam ser inicialmente estabelecidos pela localização da síntese de auxina, eles são amplificados e estendidos por proteínas transportadoras específicas sobre a membrana plasmática. ABSORÇÃO DE AUXINA O AIA é um ácido fraco (PK, = 4,75). No apoplasto, onde H'-ATPases da membrana plasmática normalmente mantêm um pH de 5 a 5,5 na solução da parede celular, 15 a 25% de auxina estão presentes em uma forma lipofílica, indissociada (AIAH) que se difunde passivamente através da membrana plasmática a favor de um gradiente de concentração. A absorção de auxina é acelerada pelo transporte ativo secundário do AIA" anfipático presente no apo

 (A) Membrana plasmática Permease do cotransporte de H* Direção do Vacúolo transporte de auxina TP (B) 1. A H*-ATPase da membrana plasmática (lilás) bombeia prótons para o apoplasto. A acidez do apoplasto afeta a taxa de transporte de auxina por alteração da razão de AIAH e AIA" presentes no apoplasto. 2. O AIAH pode entrar na célula via carregadores de prótons do tipo simporte tal como AUX1 (azul) ou difusão (setas tracejadas). Uma vez dentro do citosol, o AIA é um ânion, podendo sair da célula apenas via transporte ativo. Gradiente de auxina 3. As proteínas ABCB estão localizadas (vermelho) não polarmente sobre a membrana plasmática e podem acionar o efluxo ativo (dependente de ATP) de auxina. 4. O transporte ativo polar aumentado sinergisticamente ocorre quando proteínas PIN localizadas polarmente (marrom) associadas com proteínas ABCB superam os efeitos do retorno por difusão (back-diffusion). Retorno de 1. O AIA entra na célula passivamente na forma indissociada (AIAH) ou por cotransporte secundário ativo na forma aniônica (AIA"). Parede celular Citosol 2. A parede celular é mantida em um pH ácido pela atividade da H*-ATPase da membrana plasmática. 3. No citosol, que tem um pH neutro, a forma aniônica (AIA") predomina. 4. Os ânions saem da célula via carregadores de efluxo de ânions de auxina que estão concentrados na extremidade basal de cada célula na rota longitudinal. Figura 17.11. (A) Modelo quimiosmótico simplificado para o transporte polar de auxina. Aqui é ilustrada uma célula alongada de uma coluna de células transportadoras de auxina. Mecanismos adicionais de exportação contribuem para o transporte, ao impedirem a reabsorção de AIA em sítios de exportação e em fileiras de células adjacentes. (B) Modelo para o transporte polar de auxina em pequenas células meristemáticas com expressiva difusão reversa desse hormônio, devido à alta razão superfície-volume. As proteínas ABCB mantêm as correntes polares, impedindo a reabsorção de auxina exportada nos sítios de transporte. Em células maiores, os transportadores ABCB parecem excluir o movimento de auxina de correntes polares para as filas de células adjacentes. AIAH a I x dá o— A ATP I | AIAH AIAT Ht O AIA" 9) N Vacúolo / Citosol Proteína AUX1 AIAH 1 Pal H*-ATPase > H* Membrana plasmática AIA" AIAH À auxina por difusão Proteína PIN plasto, via transportadores de AUXIN1/LIKE AUXIN1 (AUXI/LAX) que

cotransportam dois prótons junto com o ânion auxina. Esse transporte secundário ativo da auxina permite uma acumulação maior desse hormônio do que a simples difusão, pois ele é acionado pela força motriz de prótons através da membrana (i.e. a alta concentração de prótons na solução apoplástica). Embora a localização polarizada de AUX1 sobre a membrana plasmática ocorra em algumas células, tais como do protofloema, a contribuição mais importante de AUX1 é seu papel na criação de drenos celulares que dirigem as correntes de transporte polar de auxina. Os fluxos em direção ao caule no mutante auxl de Arabidopsis são completamente desorganizados, resultando em crescimento agravitrópico da raiz, mas a expressão de AUX] sob o controle de um promotor associado com a lateral da coifa da raiz restaura completamente o crescimento gravitrópico. O composto ácido 1-naftoxiacético com frequência é utilizado como um inibidor da atividade de influxo de auxina das proteínas AUX1/LAX.

(A) Tipo selvagem | br2 Tipo selvagem br2 EFLUXO DE AUXINA No pH neutro do citosol, a forma aniônica da auxina, AIA", predomina. O transporte de AIA" para fora da célula é acionado pelo potencial de membrana negativo dentro da célula. Entretanto, uma vez que a bicamada lipídica da membrana é impermeável ao ânion, a exportação de auxina para fora da célula deve ocorrer via proteínas de transporte sobre a membrana plasmática. Onde as proteínas PIN carregadoras de efluxo de auxina são polarmente localizadas — ou seja, presentes sobre a membrana plasmática somente em uma extremidade de uma célula — a absorção de auxina para a célula e o subsequente efluxo via PIN originam um transporte polar líquido (ver Figura 17.11B). (A família de proteínas PIN é denominada segundo a forma de grampo das inflorescências formadas pelo mutante pinl de Arabidopsis; ver Figura 17.124) Diferentes membros da família PIN promovem o efluxo de auxina em cada tecido, e mutantes pin exibem fenótipos coerentes com a função nesses tecidos. Das proteínas PIN, PIN1 é a mais estudada, uma vez que ela é essencial a praticamente cada aspecto do desenvolvimento polar e organogênese nas partes aéreas de plantas. Um subconjunto de transportadores dependentes de ATP de uma grande superfamília de transportadores integrais de membrana do tipo cassete de ligação de ATP (ABC, ATP-binding cassete) amplifica o efluxo e impede a reabsorFigura 17.12 proteína PIN1 nas extremidades basais de células condutoras de inflorescências de Arabidopsis, observada em microscopia de imunofluorescência. (À direita) Mutante pin! de Arabidopsis. Na Figura 17.1B, pode ser visto um indivíduo do tipo selvagem normal dessa espécie. (B) O gene BR2 (Brachytic 2) codifica uma ABCB exigida para o transporte normal de auxina no milho, e mutantes br2 têm entrenós curtos. O mutante foi produzido por mutagênese de inserção com o transpóson Mutator. Os pesquisadores desconheciam que o transpóson Mu8 continha um fragmento do gene BR2. A expressão do fragmento do gene BR2 produziu RNA de interferência (RNAi), que silenciou a expressão desse gene (ver Capítulo 2). Os mutantes br2 têm colmos inferiores compactos (no centro e na direita), mas pendões e espigas normais (na esquerda e no centro). (A, cortesia de L. Galweiler e K. Palme; B, de Multani et al., 2003.) Tipo selvagem br2 489 Capítulo 17 « Embriogênese (A) PINT em Arabidopsis. (À esquerda) Localização da ção da auxina exportada, especialmente

em pequenas células onde as concentrações de auxina são altas. Os genes ABCB (classe ABC “B”) defeituosos em Arabidopsis, milho (Zea mays) e sorgo resultam em mutantes anãos de severidade alterado e em gravitropismo alterado e efluxo reduzido de auxina (Figura 17.12B). Em geral, as proteínas ABCB apresentam distribuição uniforme, em vez de polar, nas membranas plasmáticas de células dos ápices de caules e raízes (ver Figura 17-11B). Contudo, quando proteínas ABCB e PIN específicas co-ocorrem no mesmo local das células, a especificidade do transporte de auxina é acentuada. As proteínas PIN funcionam de maneira sinérgica com as ABCB, estimulando o transporte direcional de auxina. O composto ácido N-1-naftilftalâmico (NPA) liga-se às proteínas ABCB de transporte de auxina e seus reguladores e é usado como um inibidor da atividade de efluxo de auxina. O transporte de auxina é regulado por múltiplos mecanismos Como seria esperado para uma função tão importante, o transporte de auxina é regulado por mecanismos tanto de transcrição como de pós-transcrição. Genes codificadores de enzimas que funcionam no metabolismo (ver Apêndice 2 na internet), na sinalização (ver Capítulo 15) e no transporte de auxina são regulados por programas de desenvolvimento e sinais ambientais. Quase todos os hormônios vegetais conhecidos têm um efeito sobre o transporte de auxina ou a expressão gênica dependente de auxina. A própria auxina regula a expressão dos genes que codificam os transportadores de auxina, a fim de aumentar ou diminuir sua abundância e, assim, regular os seus níveis. Como é comum com muitas rotas de transdução de sinal, a fosforilação de transportadores de auxina é um mecanismo regulador essencial. Por exemplo, a quinase D6PK ativa a atividade de transporte de auxina de um subconjunto de proteínas PIN, e a fototropina 1 fotorreceptor quinase inativa a atividade de efluxo de ABCB19 em

respostas fototrópicas (ver Capítulo 18). A composição da membrana e a estrutura da parede celular também regulam a atividade de transporte, como a localização de PIN1 e de ABCB19 sobre a membrana plasmática é dependente de esteróis estruturais ou esfingolipídeos, e a localização polar de PIN] é suprimida em mutantes de Arabidopsis deficientes em celulose sintase. Além disso, alguns compostos naturais, principalmente flavonoides, funcionam como inibidores de efluxo de auxina. Flavonoides atuam como inativadores de espécies reativas de oxigênio (EROSs) e são inibidores de algumas metaloenzimas, quinases e fosfatases. Seus efeitos sobre o transporte de auxina parecem resultar principalmente dessas atividades. A regulação do tráfego celular de proteínas de transporte de auxina para a membrana plasmática e a partir dela desempenha um papel particularmente importante no desenvolvimento vegetal. Proteínas chaperonas específicas são exigidas para o direcionamento bem-sucedido de transportadores de auxina para a membrana plasmática. Por exemplo, a proteína AXR4 regula o tráfego de AUX1, e a proteína do tipo imunofilina TWISTED DWARF 1 (denominada para o fenótipo mutante twudT em Arabidopsis) regula o dobramento e o tráfego para a membrana plasmática dos transportadores múltiplos ABCB de auxina. Contudo, os processos mais importantes de tráfego celular que regulam o transporte polar de auxina no desenvolvimento embrionário são aqueles que direcionam as localizações polares de proteínas PIN1 transportadoras de efluxo. (B) Cotilédone Radícula (C) Tipo selvagem de Arabidopsis 50 um (D) Mutante pin1-1 de Arabidopsis Um dos maiores avanços na biologia do desenvolvimento vegetal tem sido o uso combinado de DR5::GFP e DII-Venus com fusões de GFP de proteínas de transporte de auxina, para visualizar os processos pelos quais gradientes microscópicos de concentração de auxina canalizam (criam um canal para) a corrente direcional de transporte de auxinal dirigida por PINI à medida que o embrião se desenvolve. Em outras palavras, pequenos fluxos direcionais de auxina são amplificados e estabilizados pelo estabelecimento de proteínas de transporte e tecido vascular, em configurações que mantêm os fluxos direcionais para os tecidos em crescimento. A conexão entre a polaridade de PIN1 e o desenvolvimento polar no embrião foi inicialmente sugerida em estudos onde embriões

imaturos propagados in vitro foram tratados com auxina ou inibidores de transporte de auxina (Figura 17.13A e B). As regiões apicais em forma de taça induzidas artificialmente por níveis perturbantes de auxina foram posteriormente reconhecidas como similares àquelas de mutantes pinl-1, nos quais os gradientes polares localizados de auxina são desorganizados (Figura 17.13C e D). Pela aplicação de várias medições de auxina (resumidas na Tabela 17.1), têm sido elaborados mapas provisórios que sugerem como a síntese de auxina e o transporte direcionado se combinam para gerar uma distribuição padronizada de auxina através do embrião em desenvolvimento (Figura 17.14). A visualização desses microgradientes tem sido bastante auxiliada pelo uso de repórteres responsivos à auxina, como DR5 e DII-Venus (ver Capítulo 15), em combinação a Cotilédone Figura 17.13 | Evidência de um papel da auxina no desenvolvimento embrionário. (A) Um embrião de Brassica juncea cultivado in vitro e mostrando uma morfologia normal. A radícula é a raiz embrionária. (B) Morfologia alterada de um embrião de Brassica juncea, causada pelo cultivo por 10 dias na presença do inibidor de transporte de auxina, ácido N-1-naftilftalâmico (NPA). A barra de escala em A e B = 250 um. (C) Embrião do tipo selvagem de Arabidopsis. (D) Um embrião mutante pin7-1 de Arabidopsis. Observe a falha similar na separação dos cotilédones, causada pela inibição química do transporte de auxina in vitro e pela interrupção do transporte de auxina por mutações no gene PIN. (A e B de Hadfi et al., 1998; Ce D de Liu et al., 1993.) Hipocótilo Radícula

Máximo de auxina Ds Máximo de auxina Máximo de auxina Estágio de 2 células Embrião globular | Início do estágio de coração Figura 17.14 | Movimento de auxina (AIA) dependente de PIN durante estágios iniciais da embriogênese. O movimento de auxina, como inferido da distribuição assimétrica da proteína PIN1 e da atividade de um repórter DR5 responsivo à auxina, é indicado pela seta. As áreas azuis indicam células com concentrações máximas de auxina. Máximos de auxina resultando da síntese do hormônio criam gradientes que são, então, reforçados pela orientação polar de PIN1. com fusões de proteínas fluorescentes à PIN1, o componente de efluxo primário que reforça e estende os fluxos polares embrionários de auxina. O efluxo de auxina mediado por PIN1 é regulado por quinases que ativam a atividade de transporte de proteína, bem como pela fosforilação, dependente de PINOID, do "loop" na região central de PIN1 que regula sua localização polar. Acredita-se que a localização polar das proteínas de efluxo de auxina PIN envolva três processos: e Tráfego isotrópico inicial (não direcional) para a membrana plasmática. Múltiplas abordagens experimentais mostram que o tráfego de PIN para a membrana plasmática envolve processos secretores conservados (ver Capítulo 1). e Transcitose e concentração em domínios polarizados da membrana plasmática. Esse processo não é bem caracterizado, mas foi observado com PIN? em células de raiz. Entretanto, a localização polar de PIN2 é muito menos dinâmica e sensível à auxina, comparada com PINI, e se acredita ser determinada primariamente pela programação do desenvolvimento. Presume-se que os 491 Capítulo 17 e Embriogênese alinhamentos polares de PIN1 e PIN7 com gradientes de auxina observados durante a embriogênese resultem da transcitose. Contudo, até o momento, a transcitose foi documentada ao nível subcelular somente com PIN2 em células epidérmicas de raiz madura. º Estabilização via interações com a parede celular. A ruptura genética ou farmacológica da biossíntese da parede celular resulta em uma completa perda da polaridade de PIN1 em Arabidopsis. A proteína GNOM estabelece uma distribuição polar de proteínas de efluxo de auxina PIN Central para a natureza dinâmica da localização de PIN1 e PIN2 é o tráfego delas através de um compartimento subcelular caracterizado pela presença da proteína GNOM. A proteína GNOM estabelece uma distribuição polar de

proteínas de efluxo de auxina, e mutantes gnom têm defeitos de desenvolvimento severos (ver Figura 17.104 e €). Quando o gene GNOM foi inicialmente clonado, a similaridade de sua proteína prevista com os fatores de troca do nucleotídeo guanina (GEFs) não sugeriu imediatamente como o gene contribui para a formação das regiões basais e apicais do embrião. Foi observado, entretanto, que muitos aspectos do fenótipo mutante gnom podem ser imitados, ou fenocopiados, pela aplicação de inibidores do transporte de auxina, sugerindo que a atividade de GNOM pode ser necessária para o transporte normal de auxina. Uma explicação de como GNOM poderia possibilitar o transporte de auxina surgiu de experimentos demonstrando que a atividade de GEF de GNOM é exigida para a localização polarizada de proteínas PIN. GNOM, assim como outras proteínas GEF relacionadas, promove o movimento intracelular de vesículas que liberam proteínas específicas para sítios-alvo dentro da célula. A mutação de GNOM desorganiza a distribuição polarizada normal de proteínas PIN, embora isso não prove necessariamente que uma redução na atividade de GEF seja a causa. Entretanto, experimentos posteriores demonstraram que a atividade de GEF de GNOM é crucial para a localização de PIN. A desorganização da localização de PIN é observada em células tratadas com brefeldina A, um inibidor Métodos usados para determinar os níveis de auxina em plantas Comentários Pode discriminar entre diferentes formas de auxina *Depende da acessibilidade da auxina ao anticorpo e da especificidade desse anticorpo Indica a localização de respostas dependentes de auxina, mas a atividade repórter pode em alguns casos ser limitada por outros fatores; estes podem ser promotores artificiais (DR5, DII-Venus) ou fusões com promotores gênicos responsivos à auxina TABELA 17.1 Método Sensibilidade Especificidade Resolução Espectroscopia de Média Alta Nível de tecido massa ou órgão Imunodetecção Alta* Média Celular Repórteres Alta Alta Celular Localização de PIN Média Média Celular Distribuição polarizada de transportadores PIN1 e PIN2 de auxina é utilizada para inferir o fluxo direcional de auxina

atividade de GEF, mas não em células que contêm uma forma alterada de GNOM à qual a brefeldina A é incapaz de se ligar. A noção de que o padrão alterado de desenvolvimento embrionário em mutantes gnom reflete uma interrupção da atividade de PIN é apoiada pelos defeitos de desenvolvimento similares que resultam diretamente de genes transtornados que codificam proteínas PIN. Esses resultados sugerem que a padronização apical-basal do embrião depende de diferenças na distribuição de auxina ao longo dele, as quais são criadas, ao menos em parte, pelo movimento de auxina dirigido por PIN. Em apoio a esse modelo, a distribuição de auxina inferida a partir de repórteres de auxina em vários estágios do desenvolvimento do embrião é coerente com aquela inferida da distribuição polarizada de proteínas PIN (ver Figura 17.14). No estágio de duas células, a acumulação preferencial de proteínas PIN na parede apical da célula basal pode estar ligada aos níveis mais altos de auxina na célula apical. Posteriormente no desenvolvimento do embrião, a distribuição das proteínas PIN é invertida, com os níveis mais altos ao longo das faces basais das células apicais, o que, por sua vez, leva a níveis mais altos de auxina nas regiões basais (ver Figura 17.14, estágio globular). Durante o início do estágio de coração que se segue, a distribuição de proteínas PIN torna-se mais complexa, resultando em um fluxo interno de auxina para baixo que é equilibrado por um fluxo para cima através das camadas celulares superficiais (ver Figura 17.14, início do estágio de coração). MONOPTEROS codifica um fator de transcrição que é ativado por auxina A clonagem do gene MONOPTEROS (MP) (ver Figura 17.10B e C) revelou que ele codifica um membro de uma família de proteínas chamadas de fatores de resposta à auxina (ARFs), implicando-o em processos dependentes de auxina. Na presença de auxina, os ARFs regulam a transcrição de genes específicos envolvidos na resposta a esse hormônio. Na ausência de auxina, a atividade dessas proteínas é inibida por sua associação física com repressores específicos, chamados de proteínas AIA/AUX. As respostas dependentes de auxina ocorrem quando ela desencadeia a degradação almejada desses repressores, possibilitando aos ARFs interagir com seus genes-alvo (ver Capítulo 15). Várias linhas de evidência sustentam a opinião de que MP promove ao menos um subconjunto de respostas

à auxina. Nos mutantes mp não somente faltam os domínios basais do embrião (ver Figura 17.10B e C), mas também eles apresentam defeitos na padronização vascular, similares aos observados quando os níveis ou os movimentos de auxina são danificados artificialmente, sugerindo que é provável que MP regule genes que guiam o desenvolvimento vascular dependente de auxina. Estudos genéticos separados confirmaram que a atividade de MP é regulada por auxina. Esses estudos focalizam um mutante chamado bodenlos (bdl), o qual, como os mutantes mp, carece da região basal do embrião. Essa similaridade sugeriu que os dois genes podem ser funcionalmente relacionados. A clonagem molecular de BDL mostrou que ele codifica uma de várias proteínas repressoras ALA/AUX. A forma normal de BDL associa-se com MP para reprimir a atividade de MP, mas essa repressão pode ser aliviada pela degradação de BDL induzida por auxina. Estudos bioquímicos demonstraram que a forma mutante de BDL é resistente à degradação induzida por auxina, e desse modo, permaneceria ligada ao MP reprimindo sua atividade e produzindo um fenótipo similar ao de mp. Tomados em conjunto, GNOM e MP podem ser vistos como participantes de um mecanismo mais complexo pelo qual o movimento da auxina e as respostas que isso provoca ajudam a orientar o estabelecimento do eixo apical-basal. Enquanto é atraente atribuir o fenômeno dependente de auxina a respostas dependentes da concentração, é importante apreciar outros modelos potenciais, incluindo aqueles que envolvem a polarização de células e tecidos que resultam de fluxos direcionais de auxina, em vez de uma resposta ligada a algum nível absoluto de auxina. Análises genéticas mais detalhadas, bem como métodos mais refinados para a medição dos níveis e das respostas à auxina, devem ajudar a distinguir entre essas alternativas. A padronização radial guia a formação de camadas de tecidos Além das distinções entre células e tecidos posicionados ao longo do eixo apical-basal do embrião em desenvolvimento, diferenças também podem ser observadas ao longo de um eixo radial. Esse eixo, perpendicular ao eixo apical-basal, estende-se do interior à superfície. Em Arabidopsis, a diferenciação de tecidos ao longo do eixo radial é observada primeiro no embrião globular (Figura 17.15), onde divisões periclinais separam o embrião em três regiões definidas radialmente. As células mais externas formam uma camada de uma célula de espessura denominada protoderme, que posteriormente se

diferencia na epiderme. Abaixo dessa camada se estendem células que, mais tarde, constituirão o tecido fundamental, que, por sua vez, dá origem ao parênquima cortical (região situada entre o sistema vascular e a epiderme) e, na raiz e no hipocótilo, à endoderme (camada de células suberizadas que restringe os movimentos de água e íons para dentro e para fora do estelo pelo apoplasto; ver Capítulo 4). No domínio mais central encontra-se o procâmbio, que gera os tecidos vasculares, incluindo o periciclo da raiz. Como foi visto para a padronização apical-basal do embrião, uma sequência precisamente definida de divisões celulares não parece essencial para o estabelecimento de elementos básicos do padrão radial. Variabilidade significativa nos padrões de divisões celulares associadas à formação de padrões radiais pode ser vista entre espécies relacionadas, e elementos básicos do padrão podem ser ainda estabelecidos em mutantes com padrões perturbados de divisão celular, sugerindo um papel proeminente nos mecanismos dependentes de posição. Nas seções seguintes, serão discutidos experimentos que abordam a natureza desses mecanismos, proporcionando outros

Célula Tecido j lenticular Primí raio fundamental vascular » Protoderme Hipófise Estágio de Globular inicial 16 células Globular Epiderme/célula-tronco lateral da coifa Epiderme Lateral da coifa Parênquima cortical/célula-tronco da endoderme e filhas Parêngquima cortical Endoderme Estelo vascular e células-tronco Periciclo e células-tronco Centro quiescente [7] Columela e hipófise BOGE JoL Periciclo e Globular tardio 493 Capítulo 17 « Embriogênese Corte transversal do estágio tardio de coração Coração tardio Figura 17.15 Um resumo da sequência de eventos do padrão radial durante a embriogênese de Arabidopsis. Os cinco estágios embrionários sucessivos, mostrados em corte longitudinal, ilustram a origem de tecidos distintos, iniciando com o delineamento da protoderme (à esquerda) e terminando com a formação dos tecidos vasculares (à direita). Observe como o número de tecidos aumenta devido à atividade de células-tronco. Uma vista em corte transversal da porção basal do embrião em estágio de coração tardio é mostrada bem à direita (o nível do corte transversal é mostrado pela linha no corte longitudinal a sua esquerda). exemplos da utilidade de análises genéticas moleculares. Discussão adicional dos aspectos físicos da divisão celular pode ser encontrada no Ensaio 17.1 na internet. A origem da epiderme: um limite e interface na borda do eixo radial Um aspecto óbvio e singular do eixo radial do embrião é proporcionado pela protoderme. Esse tecido pode ser definido unicamente por sua posição superficial e que posteriormente produz a epiderme, um tecido crítico que medeia a comunicação entre a planta e o mundo exterior. Com origem precoce na embriogênese, as células protodérmicas têm um conjunto de paredes expostas, que, teoricamente, poderiam facilitar a troca de sinais com o ambiente externo, ou, como alternativa, atuar como um limite quando sinais se movem de célula para célula dentro do embrião. Em ambos os casos, a protoderme exibiria propriedades únicas distinguindo-a das camadas celulares internas, e assim forneceria sinais potenciais para a padronização radial. Por exemplo, estudos em Citrus têm evidenciado a presença de uma cutícula sobre a superfície do embrião, desde os estágios zigóticos iniciais até a maturidade, sugerindo que as paredes das células protodérmicas formam um limite de comunicação (communication boundary). Alguns estudos também sugerem que a epiderme pode atuar como uma limitação

física ao crescimento de camadas mais internas. Estudos genéticos têm nos ajudado a compreender os processos que contribuem para o caráter único da epiderme. Por exemplo, dois genes, MERISTEM LAYERI (ATML1) e PROTODERMAL FACTOR? (PDF2), de Arabidopsis thaliana foram identificados como tendo papéis essenciais na promoção da identidade epidérmica de células posicionadas superficialmente. Os dois genes codificam fatores de transcrição de homeodomínio e são expressos a partir de estágios iniciais da embriogênese nas células externas do próprio embrião. Essa expressão parece necessária para o estabelecimento da identidade epidérmica normal, uma vez que plantas mutantes possuem uma epiderme anormal, cujas células exibem características normalmente associadas com células do mesofilo (Figura 17.16A e B). De modo inverso, a expressão ectópica (na posição errada) de ATMLI em tecidos internos mostrou induzir características epidérmicas anormais. Juntos, esses resultados sugerem que o ATML1 e o PDF2 relacionado provavelmente funcionem pela promoção da atividade de genes a jusante (downstream) e que promovem o desenvolvimento de características epidérmicas. A análise molecular suporta e refina esse modelo, mostrando que os produtos proteicos de ambos os genes se ligam a sequências de reconhecimento específicas de oito pares de bases, compartilhadas por promotores de genes que são transcritos em níveis mais elevados na epiderme (Figura 17.160). Os próprios genes ATMLI e PDF2 contêm essa mesma sequência de reconhecimento, sugerindo que sua expressão é mantida por circuito de retroalimentação positivo (positive feedback loop). Entretanto, a natureza dos sinais que limitam a expressão desses genes à epiderme permanece obscura. Precursores procambiais para o estelo encontram-se no centro do eixo radial É fácil imaginar que as propriedades geométricas únicas no centro do embrião em desenvolvimento proporcionariam mais sinais potenciais de posicionamento para a padronização de tecidos ao longo do eixo radial, com tecidos vasculares do estelo finalmente ocupando as posições mais centrais. Análises genéticas e de desenvolvimento sugerem que esse processo é progressivo, com divisões periclinais produzindo

 (A) Tipo selvagem — Mesofilo cr Epiderme 10 um Figura 17.16 Os genes ATML1 e PDF2 são requeridos para o estabelecimento de uma epiderme normal. Comparação de (A) uma planta do tipo selvagem e (B) um mutante duplo atm/1/pdf2 que apresenta semelhança entre as camadas superficiais do mutante com o mesofilo da planta do tipo selvagem (parcialmente exposto em A). (C) A análise de retardamento em gel mostra que a proteína PDF2 se liga especificamente a uma sequência definida encontrada em promotores de genes regulados por PDF2, tais como PDF1. Uma sonda nucleotídeo-21 marcada (L1), com a mesma sequência da região L1 do promotor de PDF1, (A) Tipo selvagem Elementos crivados do protofloema Protoxilema (B) Mutante wo/ fe + — Periciclo E À 30 um Figura 17.17. O receptor de citocinina codificado pelo gene WOODEN LEG (WOL) de Arabidopsis (ver Capítulo 15) é necessário para o desenvolvimento normal do floema. A comparação de (A) tipo selvagem e (B) raízes do mutante wo! evidencia uma ausência de elementos do floema em wo! que é acompanhada por uma aparente redução no número de camadas de células. (De Mãhônen et al., 2000.) primeiro camadas adicionais de células ao longo do eixo radial, que então se torna padronizado para destinos particulares pela atividade de redes de genes específicos. Por exemplo, mutantes de Arabidopsis que são deficientes para o gene WOODEN LEG (WOL) não conseguem passar por um ciclo (B) Mutante atml7/pdf2 (C) Análise de retardamento em gel 4 5 6 7 1 2 3 10 um foi mesclada com uma proteína de ligação à maltose fusionada a PDF2 (MBP-PDF2). Sonda de DNA unida à proteína, produzindo um complexo marcado que pode ser visto como uma banda no gel (raia 2, seta). Nenhum complexo foi produzido, se L1 foi mesclado com a proteína de ligação à maltose sozinha (raia 1) ou se MBP-PDF2 foi mesclado com uma sonda Li mutada (raia 7). A marcação do complexo diminuiu quando uma sonda L1 não marcada (competidor) foi adicionada em quantidades crescentes (100, 300 ou 1.000 vezes em excesso; raias 3, 4e 5). (De Abe et al., 2003.) crítico de divisões celulares que normalmente produz precursores para o xilema e o floema (Figura 17.17). Esse defeito provoca o desenvolvimento de um sistema vascular que contém elementos de xilema, mas não de floema. O gene WOL (também conhecido como CYTOKININ

RESPONSEI [CRE1]) codifica um dos diversos receptores relacionados para citocinina, pressupondo esse hormônio no estabelecimento de elementos do padrão radial (ver Capítulo 15). Entretanto, esses defeitos podem ser reparados (revertendo um fenótipo pela alteração de um segundo fator) pelo fass (i.e. fazendo um qwol/fass mutante duplo), que causa séries adicionais de divisões celulares. Assim, parece que a ausência de floema em wol pode refletir simplesmente a ausência de uma camada de células precursoras apropriadamente posicionadas, em vez da incapacidade de especificar a identidade da célula do floema. A diferenciação de células corticais e endodérmicas envolve o movimento intracelular de um fator de transcrição O desenvolvimento de tecidos corticais (da endoderme e do parênquima cortical) proporciona um exemplo clássico de como o processo de padronização radial pode ser regulado pela atividade gênica comunicada entre camadas adjacentes. Dois genes de Arabidopsis, SCARECROW (SCR) e SHORT-ROOT (SHR), são essenciais para a formação normal de camadas de células corticais e endodérmicas. As sequências similares de proteínas codificadas por esses dois genes os colocam na família GRAS de fatores de transcrição, cujo nome deriva dos primeiros membros conhecidos, GIBBERELLIN-INSENSITIVE (GAN), REPRESSOR OF GA1-3 (RGA) e SCR. Mutantes em que ou a atividade de SCR ou a de SHR é reduzida não conseguem experimentar uma série de divi

(A) Tipo selvagem Coifa Epiderme Parênquima cortical Figura 17.18 Uma comparação de padrões radiais de raízes normais e mutantes mostra as funções espacialmente definidas de genes específicos. (A) Raiz do tipo selvagem. (B) Padrão radial de sões celulares que produzem as duas camadas que depois se diferenciam como parênquima cortical e endoderme separados. Mutações nos dois genes bloqueiam a série de divisões celulares que criam essas camadas separadas (Figura 17.18). Nos mutantes scr, a única camada remanescente exibe características tanto de endoderme como de parênquima cortical, sugerindo que o mutante ainda é capaz de expressar essas características, mas é incapaz de separá-las em camadas distintas. Essa interpretação é apoiada pela capacidade de fass de restabelecer padrões de crescimento mais normais. Assim como resgata wol, fass parece compensar o defeito de divisão de scr e, assim, fornece camadas separadas nas quais podem ser expressas características distintas de endoderme e parênquima cortical. O mutante shr não somente exibe um defeito na divisão celular similar ao de scr, mas é, também, incapaz de elaborar características celulares típicas da endoderme. Na camada única não dividida do shr, faltam as características da endoderme, como a estria de Caspary, e, em vez disso, exibe atividades gênicas que normalmente são limitadas ao parênquima cortical. Essa aparente exigência da atividade do gene SHR para especificar características endodérmicas é confusa, uma vez que a expressão do mRNA de SHR normalmente é restrita a tecidos pró-vasculares mais internos. Análises mais detalhadas envolvendo o uso de proteínas marcadas por fluorescência têm abordado esse paradoxo, mostrando que, embora o mRNA de SHR seja confinado ao cilindro vascular, seu produto de tradução não é. A proteína SHR é capaz de mover-se para a camada mais externa adjacente via plasmodesmos, onde ela tem várias atividades, incluindo a promoção aumentada da transcrição de SCR. Após a tradução do mRNA de SCR, SHR forma um heterodímero com a proteína SCR para aumentar a transcrição de genes associados com os programas de desenvolvimento da endoderme (Figura 17.19). A contribuição da proteína SHR para a diferenciação das células do parênquima cortical e da endoderme fornece um exemplo claro de como as funções de fatores de transcrição específicos podem depender de seu movimento entre as camadas de células. 495 Capítulo 17 e Embriogênese (B) Mutantes

Xilema Floema * Parênquima cortical + Parênquima endoderme cortical scarecrow (scr) short-root (shr) Parênquima cortical wooden leg (wol) raiz defeituosa de três mutantes de Arabidopsis: wooden leg (wol), scarecrow (scr) e short-root (shr). (De Nakajima e Benfey, 2002.) Tecidos meristemáticos: bases para o crescimento indeterminado O desenvolvimento de plantas apresenta um notável grau de plasticidade, o que, em grande parte, pode ser atribuído a tecidos especializados chamados de meristemas. Um meristema em geral pode ser definido como um grupo de células que retêm a capacidade de se proliferar e cujo destino final não é rigidamente determinado, mas é sujeito a modificação por fatores externos, capacitando, assim, a planta a explorar melhor o ambiente predominante. Diversos tipos de meristemas, que podem ser distinguidos com base em sua posição na planta, contribuem para o desenvolvimento vegetativo de plantas. O meristema apical da raiz (MAR) e o meristema apical do caule (MAC) são encontrados nas extremidades da raiz e do caule, respectivamente. Meristemas intercalares e câmbio vascular representam tecidos proliferativos que são ladeados por tecidos diferenciados. Meristemas marginais funcionam de um modo similar nas margens de órgãos em desenvolvimento. Pequenos agrupamentos (clusters) superficiais de células, conhecidos como meristemoides, dão origem a estruturas como tricomas ou estômatos (ver Ensaio 17.2 na internet para um resumo histórico dos meristemas vegetais). Nas seções seguintes serão consideradas as características básicas dos meristemas apicais da raiz e da parte aérea, bem como do câmbio vascular, que fazem deles modelos úteis para compreender os mecanismos que controlam a divisão de células e a determinação de seus destinos. Os meristemas apicais de raiz e de caule utilizam estratégias similares para possibilitar o crescimento indeterminado Embora possa ser difícil imaginar duas partes de uma planta mais diferentes do que um caule e uma raiz, certas características do MAR e do MAC e os papéis que eles desempenham em possibilitar padrões indeterminados de crescimento ensejam comparações. Cada uma dessas estruturas apresenta células em um grupo espacialmen

496 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) Raiz do tipo selvagem Expressão de mRNA de SHR Cilindro vascular Epiderme Parênquima cortical Endoderme Cilindro vascular Centro quiescente CEI E | 50 um (C) Raiz do tipo selvagem Expressão de mRNA de SCR Cilindro vascular Epiderme Parênquima cortical Endoderme CEI | 50 um Centro quiescente Figura 17.19 Os genes SHORT-ROOT (SHR) e SCARECROW (SCR) de Arabidopsis controlam a padronização do tecido durante o desenvolvimento da raiz. Aqui, mRNAs ou proteínas para SHR e SCR foram localizados por microscopia confocal de varredura a laser. (A e B) Expressão de SHR. (A) Durante o desenvolvimento inicial da raiz, a atividade do promotor SHR é restrita ao estelo (conforme visualização usando uma fusão promotor SHR-proteína fluorescente verde [GFP]). (B) A proteína SHR mostra um padrão de localização distinto, que inclui o estelo centrale também o núcleo da endoderme adjacente (conforme visualização te definido, denominadas iniciais, que são caracterizadas por sua lenta taxa de divisão e destino indeterminado. À medida que as descendentes das iniciais são deslocadas para longe por padrões polarizados de divisão celular, elas assumem vários destinos diferenciados que contribuem para a organização radial e longitudinal da raiz e do caule e para o desenvolvimento de órgãos laterais. A partir dessa perspectiva, é claro que tanto o MAR como o MAC devem ter mecanismos que equilibrem a produção de novas células com o recrutamento contínuo de células em tecidos diferenciados. É possível que os aspectos comuns do comportamento de MAR e de MAC possam ser atribuídos a mecanismos subjacentes similares? Como esses mecanismos são regulados para manter as organizações características do caule e da raiz e possibilitar respostas adaptativas do crescimento a uma gama de ambientes? Os distintos padrões de crescimento e organogênese na raiz e no caule impõem necessidades especiais Células-filhas (B) Raiz do tipo selvagem Expressão da proteína SHR = = = 50 um (D) Raiz mutante shr Expressão de mRNA de SCR Cilindro vascular Epiderme Camada de células mutantes Lo 14 50 um usando uma fusão promotor SHR + região codificante + GFP). (Ce D) Expressão de SCR (monitorado usando uma fusão promotor SCR-GFP). (C) Em raízes do tipo selvagem, o SCR é transcrito no centro quiescente (CQ), na endoderme e nas células-tronco parênquima cortical-endodérmicas

(CEI, de cortical-endodermal stem cell). Não está presente no parênquima cortical, no cilindro vascular ou na epiderme. (D) A expressão de SCR é marcadamente reduzida na raiz mutante shr, e agora aparece apenas na camada celular mutante que possui características tanto de endoderme como de parênquima cortical. (De Helariutta et al., 2000.) para a função de MAR e de MAC? Para responder a essas perguntas, discutem-se as características básicas do MAR e do MAC, bem como exemplos de rotas de sinalização geneticamente definidas que contribuem para seu estabelecimento e manutenção. O meristema apical da raiz Muitos aspectos do crescimento da raiz refletem adaptações às exigências do ambiente. As raízes, que fixam a planta e absorvem água e nutrientes minerais do solo, exibem padrões complexos de crescimento e tropismos que as permitem explorar e tirar proveito de um ambiente heterogêneo cheio de obstáculos (ver Capítulo 8). Apesar de as células produzidas pelo MAR se dividirem, se diferenciarem e se alongarem, à medida que se distanciam do ápice, de modo muito semelhante às suas correspondentes no caule, emergências laterais como pelos ou ramifi

cações laterais se formam mais distante da ponta da raiz, em regiões onde o alongamento celular está completo. Essa separação espacial, que auxilia a evitar dano a órgãos laterais a partir de forças de cisalhamento, proporciona uma boa oportunidade para focalizar apenas processos na ponta da raiz que servem para manter um conjunto de iniciais e para regular sua atividade de divisão. Na seção seguinte, será considerada mais detalhadamente a geração da organização da raiz no ápice, discutindo as diferenças regionais no comportamento celular que contribuem para o crescimento e a funcionalidade da raiz. Será revisada, então, a evidência experimental sugerindo que o crescimento coordenado da raiz depende de uma combinação de programas de atividade gênica dependentes de auxina e de citocinina, que são coordenados por classes específicas de fatores de transcrição e reguladores de resposta. A extremidade da raiz possui quatro zonas de desenvolvimento Os atributos básicos do desenvolvimento da raiz podem ser melhor descritos pelas suas primeiras zonas distinguidas dentro da raiz com comportamentos celulares característicos. Embora seja impossível definir seus limites com precisão absoluta, a divisão da raiz nas seguintes zonas proporciona uma estrutura espacial útil que é relevante para a discussão dos mecanismos subjacentes (Figura 17.20). * A coifa ocupa a parte mais distal da raiz. Ela representa um conjunto único de derivadas de iniciais que são deslocadas distalmente para longe da zona meristemática. Os produtos diferenciados dessas divisões recobrem o meristema apical e o protegem de lesão mecânica à medida que o ápice é empurrado através do solo. Outras funções da coifa incluem a percepção da gravidade, para possibilitar o gravitropismo, e a secreção de compostos que auxiliam a raiz a penetrar no solo e a mobilizar nutrientes minerais. * A zona meristemática situa-se logo abaixo da coifa. Ela contém um grupo de células que atuam como iniciais, dividindo-se com polaridades características para produzir células que posteriormente se dividem e se diferenciam nos vários tecidos maduros que constituem a raiz. As células ao redor dessas iniciais têm pequenos vacúolos, expandem-se e se dividem rapidamente. A zona de alongamento é o local de alongamento celular rápido e amplo. Embora algumas células continuem a se dividir enquanto se alongam dentro dessa zona, a taxa de divisão diminui progressivamente até zero com o

aumento da distância em relação ao meristema. * Azona de maturação é a região em que as células adquirem suas características diferenciadas. As células Figura 17.20 Diagrama simplificado de uma raiz primária mostrando a coifa, a zona meristemática, a zona de alongamento e a zona de maturação. 497 Capítulo 17 e Embriogênese entram na zona de maturação após a divisão e o alongamento terem cessado; nessa região, órgãos laterais (raízes laterais e pelos) podem começar a se formar. A diferenciação pode começar muito mais cedo, mas as células não adquirem o estado maduro até alcançarem essa zona. Em Arabidopsis, essas quatro zonas de desenvolvimento ocupam pouco mais do que o primeiro milímetro da ponta da raiz. Em muitas outras espécies, essas zonas se estendem por uma distância mais longa, mas o crescimento ainda é confinado às regiões distais da raiz. A origem dos diferentes tecidos da raiz pode ser rastreada a partir de células iniciais específicas Dado o desenvolvimento progressivo e linear dos tecidos que constituem a raiz, é relativamente simples rastrear sua origem a partir de células iniciais específicas na região subapical. Na maioria das raízes, um corte longitudional mediano revela longas fileiras de células que convergem na Periciclo Células E parenquimáticas Raiz À corticais lateral Epiderme emergindo Primórdio de raiz lateral a sp Pela da raiz Zona de ão Elementos de maturação vaso maduros Células endodérmicas diferenciadas q | um — Primeiros elementos + de vaso começam a a se diferenciar Máxima taxa de alongamento celular Zona de < alongamento Primeiro elemento de tubo crivado começa a se diferenciar E Divisões celulares cessam na maioria das camadas D'4 Zona meristemática Máxima taxa de e divisão celular Centro quiescente

 região subapical da raiz (Figura 17.21A). No centro dessa zona de convergência está o centro quiescente (CQ), assim chamado por sua taxa de divisão celular relativamente baixa comparada com a dos outros tecidos circundantes. A estreita associação física entre as iniciais que dão origem aos diferentes tecidos e as células que constituem o CO adjacente sugere a estreita interdependência funcional entre esses tipos de células. Alguns autores têm argumentado que a distinção entre o CQ e as células meristemáticas adjacentes é um tanto artificial, pois, nas raízes de muitas plantas superiores, as células que constituem o CQ se dividem ocasionalmente para repor as iniciais adjacentes. Em uma linha de raciocínio similar, a atenção pode ser atraída para outras espécies vegetais cuja relação entre o CQ e as iniciais é diferente. Em algumas dessas, o CO pode incluir dezenas ou centenas de células, e esse número pode variar durante o ciclo de vida da planta. Por outro lado, em algumas plantas vasculares inferiores, como a pteridófita aquática Azolla, uma única célula apical, centralmente posicionada, parece preencher os papéis tanto do CQ como das iniciais, pela retenção de atividade mitótica baixa, mas coerente ao longo de todo o desenvolvimento vegetativo (ver Tópico 17.4 na internet). Assim como os padrões de divisão celular associados à embriogênese, o comportamento do CQ e das iniciais circundantes varia entre as espécies de plantas, sugerindo que mecanismos dependentes da posição desempenham um papel importante na especificação desses tipos de células. Como foi o caso para a embriogênese, uma compreensão considerável sobre os mecanismos subjacentes é propiciada por modelos como Arabidopsis, cujo comportamento de células individuais pode ser facilmente monitorado. As raízes de Arabidopsis são bem apropriadas a essa abordagem, devido a seu pequeno tamanho e à natureza relativamente transparente. As observações também são simplificadas pelo número relativamente pequeno de células da raiz de Arabidopsis e por sua acessibilidade, a qual permite o monitoramento microscópico em tempo real de processos de desenvolvimento. O CQ de Arabidopsis consiste em somente quatro células e, como a divisão dessas células durante o desenvolvimento pós-embrionário é rara, fatores que perturbam a atividade do CQ ou das iniciais circundantes são facilmente reconhecidos. Em

Arabidopsis, quatro conjuntos distintos de iniciais, os quais são todos adjacentes ao CQ, podem ser definidos em termos de sua posição e dos tecidos que eles produzem (Figura 17.21B): 1. Iniciais da columela. Localizadas diretamente abaixo do CQ (distal a ele), essas iniciais originam a porção central (columela) da coifa. 2. Iniciais epidérmico-laterais da coifa. Localizadas ao lado do CQ, essas iniciais primeiro dividem-se anticlinalmente para produzir células-filhas, que, então, dividem-se periclinalmente, formando duas fileiras de células que irão se diferenciar em laterais da coifa e na epiderme. 3. Iniciais corticais. Localizadas internamente e adjacentes às iniciais epidérmico-laterais da coifa, as iniciais corticais dividem-se anticlinalmente para produzir células-filhas, que, então, dividem-se periclinalmente Inicial do estelo Célula do centro (A) (B) quiescente Parênquima Periciclo Endoderme cortical nd Inicial Epid parênquima RES corticalInicial da columela - endodérmica Epiderme Lateral da coifa Inicial epidérmica-lateral da coifa ss Columela da coifa Figura 17.21 Todos os tecidos na raiz de Arabidopsis são derivados de um pequeno número de células iniciais no meristema apical da raiz. (A) Corte longitudinal através do centro de uma raiz. O meristema contendo as iniciais que originam todos os tecidos da raiz estão contornados em verde. (B) Diagrama da região contornada em A. Apenas duas das quatro células do centro quiescente são representadas neste corte. As linhas pretas espessas indicam os planos de divisão celular que ocorrem nas iniciais. As linhas brancas indicam as divisões celulares secundárias que ocorrem nas iniciais parênquima cortical-endodérmicas e epidérmico-laterais da coifa. (De Schiefelbein et al., 1997; cortesia de J. Schiefelbein, O American Society of Plant Biologist, reproduzida com permissão.)

para formar as camadas celulares do parênquima cortical e endoderme. 4. Iniciais do estelo. Localizadas diretamente acima do CQ (proximal a ele), essas células iniciais originam o sistema vascular, incluindo o periciclo. Experimentos de remoção de células implicam em processos de sinalização direcional na determinação da identidade celular Para testar e refinar a hipótese de que o comportamento de CQ e as iniciais circundantes é influenciado por processos de sinalização dependentes da posição, uma série de experimentos foi realizada para estabelecer as contribuições de células específicas ao processo de determinação. Para avaliar essas contribuições, os padrões altamente estereotipados de divisão celular em MAR de Arabidopsis normal foram comparados com aqueles em plantas em que uma ou mais células específicas foram destruídas (ou removidas), usando feixes de laser focados microscopicamente. A remoção do CQ levou à divisão anormal e à diferenciação precoce de iniciais adjacentes (ver Figura 17.21B), sugerindo que o CQ produz um sinal móvel que atua sobre as iniciais adjacentes para impedir sua diferenciação e, portanto, manter sua capacidade de divisão. Em um experimento relacionado, a remoção de células diferenciadas adjacentes às iniciais levou estas a assumirem identidades anormais, reveladas pelos tipos de células que elas produziram. Esses resultados sugerem que a especificação das identidades particulares das iniciais depende de sinais procedentes dos tecidos mais diferenciados. A auxina contribui para a formação e a manutenção do MAR Assim como a auxina parece desempenhar um papel no estabelecimento da polaridade apical-basal no embrião, uma conjectura convincente pode ser feita para o envolvimento da auxina no posicionamento do MAR e na orientação do seu comportamento complexo. Em raízes normais, (A) Expressão dependente de auxina de MP e NPH4; MP e NPH4 promovem a expressão de PLT de SCR e SHR PLT induz a expressão 499 Capítulo 17 e Embriogênese a posição do CQ coincide com uma concentração máxima de auxina. Quando a posição desse máximo é alterada por tratamentos químicos, a posição do CQ apresenta mudanças correspondentes. Por outro lado, os tratamentos que suprimem esse máximo conduzem a perda do CQ. As respostas à auxina são mediadas por várias famílias distintas de fatores de transcrição Mesmo com uma compreensão de como uma distribuição gradual de auxina através da raiz pode se alcançada,

ainda há necessidade de uma explicação sobre como essas diferenças na concentração induzem uma diversidade de respostas posteriores (downstream), incluindo em zonas localizadas de divisão, alongamento e diferenciação celular (ver Figura 17.20). Uma parte da explicação envolve fatores de resposta à auxina (cuja regulação pela auxina é descrita em mais detalhe no Capítulo 15). Acima de alguma concentração limiar, a auxina desencadeia a degradação dos repressores AIA/AUX, que, caso contrário, se ligariam a ARFs como MONOPTEROS (MP) e, assim, bloqueariam sua capacidade de regular a transcrição. Como no estabelecimento da raiz durante a embriogênese, MP e outros ARFs desempenham papéis dependentes de auxina para a manutenção da raiz durante o crescimento vegetativo. Enfoques genéticos têm revelado tipos adicionais de fatores de transcrição que atuam a jusante (downstream) dos AREFs para coordenar aspectos específicos do crescimento da raiz (Figura 17.22). Dois desses fatores de transcrição, pertencendo à classe de fator de resposta a AP2/ Etileno, são Figura 17.22 Modelo para a especificação da identidade celular na raiz. (A) Expressão inicial dos genes MONOPTEROS (MP) e NONPHOTOTROPIC HYPOCOTYL 4 (NPH4) dependentes de auxina. MP e NPH4 promovem a expressão de PLETHORA (PLT) em um domínio basal. (B) PLT promove a expressão de SCARECROW (SCR) e SHORT-ROOT (SHR). (C) A combinação da expressão gênica de PLT, SCR e SHR direciona células posicionadas centralmente a se tornarem o centro quiescente (CQ), induzindo também a expressão de WoxX5, que contribui para a manutenção das células iniciais circundantes. A área contornada em vermelho contém células-tronco. (De Aida et al., 2004.) Células-tronco Centro quiescente A combinação de PLT, SCR e SHR direciona a formação do centro quiescente e induz a expressão de W/OX5

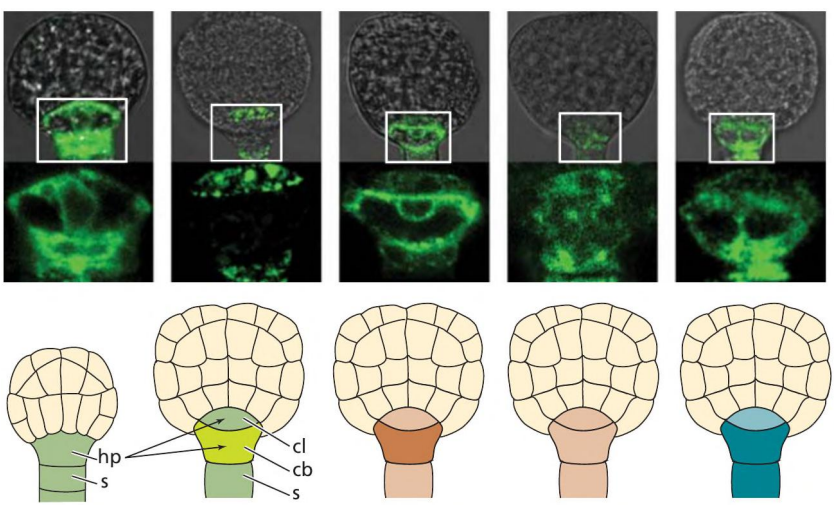
codificados pelos genes PLETHORA 1 (PLT1) e PLETHORA 2 (PLT2). Na zona de concentração elevada de auxina, que inclui o CQ, a expressão desses dois genes PLT é ativada. Mutantes em que os genes PLT foram alterados são incapazes de formar ou manter um CQ funcional, sugerindo que esses genes normalmente regulam programas de transcrição essenciais para esses processos. De modo inverso, a expressão artificial de genes PLT em regiões mais proximais da raiz provoca a formação de um CQ ectópico. Juntos, esses experimentos dão sustentação a modelos nos quais a auxina fornece sinais de posição que levam a programas específicos de transcrição. Esses programas por seu turno, fazem a mediação de comportamentos celulares específicos que contribuem para a formação e a manutenção do MAR. Genes WOX (WUSCHEL homeobox) codificam uma terceira família de fatores de transcrição que desempenham papéis-chave não somente no MAR, mas também, como será visto, no MAC e no câmbio vascular. Genes dessa família contêm uma forma característica de motivo homeobox de ligação de DNA (homeobox DNA binding motif) que foi primeiro descrito em WUS, um gene que é essencial tanto para a formação como para a manutenção do MAC. Similar à dos genes PLT, a expressão de vários genes WOX específicos de raiz parece sensível à auxina, conforme mostrado por alterações na distribuição de transcritos do gene WOX em mutantes mp ou bdl (nos quais faltam certas atividades dependentes de auxina relacionadas à raiz). Um desses genes WOX, WOX5, é expresso em um pequeno grupo de células na ponta da raiz que inclui o CQ e nas iniciais circundantes. O padrão muito focalizado de expressão WOX5 é determinado por uma combinação de atividades de PLT, SCR e SHR. Similar a WUS, que funciona no MAC para manter uma população de iniciais indiferenciadas (como será discutido mais tarde neste capítulo), WOX5 parece desempenhar um papel análogo na raiz, onde sua expressão no CQ ajuda a manter células iniciais adjacentes evitando sua diferenciação prematura (ver a seguir discussão sobre mecanismos comparáveis no MAC e no câmbio vascular). Citocinina é exigida para o desenvolvimento normal da raiz Embora muito da discussão sobre crescimento e desenvolvimento da raiz tenha focalizado a auxina, estudos recentes também têm atraído a atenção para interações cruzadas entre a sinalização de citocinina e auxina.

As atividades contrastantes desses hormônios foram observadas primeiramente em estudos fisiológicos com culturas de células indiferenciadas conhecidas como calo (ver Figura 15.114). A aplicação de misturas desses hormônios em diferentes proporções ao calo resultou em uma geração de partes aéreas ou raízes, com níveis mais elevados de citocinina favorecendo a formação de partes aéreas e níveis mais elevados de auxina promovendo a formação de raízes. A auxina é largamente sintetizada na parte aérea e transportada em direção à raiz via transportadores ABCB e PIN de auxina, enquanto a citocinina sintetizada na raiz se move em direção à parte aérea no xilema. Essas observações resultaram no conceito de regulação antagonística auxina-citocinina do desenvolvimento da parte aérea e da raiz. O uso generalizado da decapitação da parte aérea para remover o suprimento de auxina e da aplicação de auxina adicional para manipular a dominância apical em horticultura apoiou ainda mais esse modelo. Entretanto, mais recentemente, foi mostrado que a estrigolactona, outro hormônio, interage com a auxina para regular a arquitetura da parte aérea. Os fatores que controlam a dominância apical e a ramificação da parte aérea são descritos em mais detalhe no Capítulo 19. Embora os elementos conhecidos que constituem as rotas de transdução de sinal da citocinina e da auxina sejam bastante distintos, abordagens experimentais similares têm se mostrado úteis para a análise das duas rotas. Abordagens análogas ao desenvolvimento de fusões de repórteres DR5 e DII-Venus, que proporcionam uma medição da atividade de auxina (ver Capítulo 15), foram desenvolvidas para citocinina, em que sequências promotoras ativadas por citocinina são fundidas aos genes repórteres GUS ou GFP. Os resultados dessa abordagem baseada em repórteres sugerem que a sinalização da citocinina começa cedo no desenvolvimento da raiz, na hipófise do embrião globular. Depois da divisão da hipófise, a expressão da citocinina é perdida na célula basal, mas é retida na célula apical, que se divide posteriormente para formar o CQ. Ao mesmo tempo, repórteres para auxina com base no DR5 mostram um padrão de expressão inverso, sugerindo que a auxina e a citocinina têm atividades opostas (Figura 17.23). Análises moleculares e genéticas adicionais sugerem que a perda da atividade da citocinina em células basais causa alterações na organização do MAR e é uma consequência direta da alta atividade da auxina. Dois genes que reprimem a resposta à citocinina, ARR7 e

ARR15, têm elementos de resposta à auxina (AuxRE, de auxin response elements) em seus promotores, sugerindo que, como os repórteres DR5, eles são regulados por auxina. A deleção artificial desses elementos reduz a expressão de ARR7 e ARR15 na célula basal, levando à atividade de citocinina ectópica. A perturbação da expressão de ARR7 e ARR15 resulta em fenótipos anormais, sugerindo que a supressão da sinalização de citocinina na célula basal é essencial para o desenvolvimento normal. Trabalhos mais recentes reforçaram a visão de que a sinalização com base em citocinina e seu antagonismo com a sinalização e o transporte de auxina desempenham um papel significante no MAR, possibilitando divisões celulares infrequentes que algumas vezes são observadas em CO. O meristema apical do caule Assim como o meristema apical da raiz, o meristema apical do caule defronta-se com a tarefa de manter conjuntos de células indeterminadas que possibilitem o crescimento indeterminado (Figura 17.24). Como discutido anteriormente, entretanto, há diferenças significativas entre os dois tipos de meristema sobre como as descendentes dessas células se tornam incorporadas em órgãos. Enquanto

(A) TCS::GFP (B) TCS::GFP (C) ARRZ::GFP a iniciação das raízes laterais ocorre bem atrás da ponta da raiz (ver Capítulo 18), as folhas e os ramos axilares associados formam-se em estreita proximidade às iniciais apicais no caule. No lugar da coifa que protege as iniciais apicais da raiz, os primórdios foliares jovens sobrepõem-se e envolvem a extremidade do caule. Dado o conjunto concentrado de atividades na extremidade do caule, uma terminologia anatômica específica provou ser útil para sua descrição. Nesse contexto, a denominação meristema apical do caule refere-se especificamente às células iniciais e suas derivadas indiferenciadas, mas exclui regiões adjacentes do ápice que contêm células completamente comprometidas com destinos desenvolvimentais particulares. O termo mais inclusivo ápice caulinar se refere ao meristema apical acrescido dos primórdios foliares formados mais recentemente. (D) ARR15::GFP 501 Capítulo 17 e Embriogênese (E) DR5::GFP Figura 17.23 Correlação inversa entre a sinalização por citocinina e auxina no embrião. (A) Expressão de TCS::GFP (um repórter para citocinina) na hipófise no estágio globular inicial. (B) Regulação descendente (down-regulation) da expressão de TCS::GFP na linhagem de células basais no estágio globular tardio. (C) A expressão de ARRZ::GFP é mais alta na linhagem de células basais. (D) Padrão de expressão de ARR15::GFP. (ARR7 e ARR15 são genes que suprimem a resposta à citocinina.) (E) A expressão de DR5::GFP (um repórter responsivo à auxina) é mais elevada na linhagem de células basais. Os cortes em caixa no painel superior são ampliados embaixo; interpretações esquemáticas são mostradas na parte inferior. Abreviações: hp, hipófise; cb, célula basal; cl, célula lenticular; s, suspensor. (De Múller e Sheen, 2008.) Assim como nos exemplos anteriormente considerados envolvendo embriões e raízes, o tamanho, a forma e a organização do MAC variam de acordo com um número de parâmetros, incluindo espécies de plantas, estágio de desenvolvimento e condições de crescimento. As cicas* têm o maior MAC entre as plantas vasculares, o qual mede mais de 3 mm de diâmetro; no outro extremo, o MAC de Arabidopsis é menor do que 50 um de diâmetro e contém apenas umas poucas dúzias de células. Dentro de uma dada espécie, variações significativas no tamanho do MAC também podem ocorrer ao longo do tempo, e a forma do MAC pode variar desde plana até abaulada. Algumas dessas variações

estão associadas a séries sucessivas de iniciação foliar, em que grupos de células sobre os flancos do MAC se tornam comprometidas com um destino determinado. Variações posteriores podem estar relacionadas a diferenças sazonais na taxa de crescimento, incluindo o início da dormência ou do florescimento. Nas seções seguintes, será considerada inicialmente a organização básica do MAC, discutindo em detalhes as diferenças regionais no comportamento celular que contribuem para sua função. Após, serão discutidas as evidências que sugerem que, assim como o MAR, o MAC depende de diferenças localizadas em hormônios e da atividade de fatores de transcrição para sua formação e manutenção. *N. de T. Designação comum às plantas do gênero Cycas (Gimnospermae). Figura 17.24 Ápice do caule de tomateiro. Esta micrografia obtida por MEV mostra as características básicas de ápice caulinar, incluindo uma região central em forma de domo, que mantém iniciais indiferenciadas (iniciais não direcionadas) e uma série de primórdios foliares (P1, P2, P3), que emergiram sucessivamente em posições laterais nos flancos do ápice caulinar. P4 indica a base de um primórdio foliar mais velho que foi removido para expor os primórdios mais jovens. (De Kuhlemeier e Reinhardt, 2001; cortesia de D. Reinharat.)

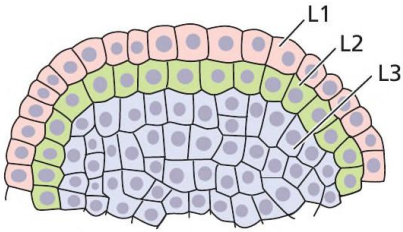


502 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento 1” ger E dad E Figura 17.25 O meristema apical do caule de Arabidopsis pode ser analisado em termos de zonas citológicas ou camadas celulares. (A) O meristema apical do caule possui zonas citológicas que representam regiões com identidades e funções diferentes. A zona central (ZC) contém células meristemáticas que se dividem lentamente, mas constituem a fonte definitiva dos tecidos que formam o corpo da planta. A zona periférica (ZP), em que as células se dividem rapidamente, circunda a zona central e produz os primórdios foliaO meristema apical do caule tem zonas e camadas distintas A discussão da organização celular do MAC é uma base importante para uma descrição mais detalhada de seu crescimento e desenvolvimento. Sua organização é mais bem avaliada pelo exame ao microscópio de ápices caulinares. Cortes longitudinais de ápices caulinares revelam uma zonação, um termo originalmente desenvolvido para descrever as diferenças citológicas regionais na organização do MAC de gimnospermas, mas que foi estendido para outras espermatófitas para descrever diferenças regionais na divisão celular (Figura 17.25). No centro de um MAC ativo localiza-se a zona central (ZC), contendo um grupo de células de divisão pouco frequente que podem ser comparadas às células similares que constituem o CQ das raízes. Uma região em seu flanco, conhecida como zona periférica (ZP), consiste em células com citoplasma denso que se dividem mais frequentemente, produzindo células que depois serão incorporadas aos órgãos laterais como folhas. Uma zona medular (ZM) centralmente posicionada, mais proximal à ZC contém células em divisão que dão origem aos tecidos internos do caule (ver Figura 17.254). Além dessas diferenças regionais na frequência da divisão, padrões distintos na polaridade de divisão celular também são observados. Na maioria das espécies de angiospermas, essas diferenças são refletidas na organização em camadas das células superficiais, que às vezes são referidas coletivamente como túnica. Uma ou mais camadas adjacentes que constituem a túnica são definidas por um padrão consistente de divisão celular anticlinal, que tem o efeito de produzir um tecido de espessura uniforme que pode ser facilmente reconhecido em corte transversal. Em comparação, Células-tronco Divisão celular rápida Tecidos centrais do caule (B) res. Uma zona medular (ZM) localiza-se no interior da zona central e gera os tecidos centrais do caule. (B)

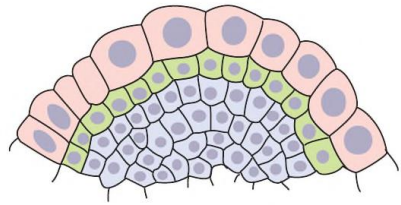
O meristema apical do caule também possui camadas celulares que contribuem para tecidos específicos do caule. A maioria das divisões celulares é anticlinal nas camadas externas L1 e L2, ao passo que os planos de divisões celulares são orientados mais aleatoriamente na camada L3. A camada mais externa (L1) gera a epiderme do caule; as camadas L2 e L3 geram tecidos internos. (De Bowman e Eshed, 2000.) as células dispostas no interior da túnica, conhecidas como corpo, exibem polaridades de divisão mais variáveis, que levam a aumentos no volume do tecido. Na seção seguinte, serão discutidos métodos sofisticados para rastrear padrões de divisão celular que proporcionam ideias sobre processos que mantêm a organização característica de MAC. Os tecidos do caule são derivados de vários conjuntos discretos de iniciais apicais Estudos das relações de linhagens celulares indicam que, assim como os tecidos da raiz, os tecidos do caule são derivados de um pequeno número de iniciais apicais. Em estudos clássicos, a substância química colchicina foi aplicada em ápices caulinares para a formação suplementar de células poliploides. Essas células têm crescimento relativamente normal, mas podem ser facilmente reconhecidas por seu volume nuclear e tamanho celular aumentado (Figura 17.26). O exame de ápices caulinares cortados de plantas tratadas e permitidas crescerem por um tempo revelou grandes setores de células poliploides que eram confinados a camadas específicas e que se estendiam nas regiões apicais. O tamanho e a forma de cada setor poderiam ser explicados pela suposição de que se originou de uma de um pequeno número de iniciais apicais. Análises de um grande número desses setores marcados, tanto de camadas superficiais como de tecidos mais profundos, indicam que vários conjuntos discretos de iniciais em geral são mantidos no MAC. Um conjunto de iniciais superficiais dá origem a uma camada epidérmica clonalmente distinta, denominada L1, enquanto conjuntos mais internos de iniciais dão origem à camada subepidérmica L2 e a uma camada centralmente posicionada L3 (ver Figuras 17.25B e 17.26). Em muitos casos, os setores marcados englobam apenas uma porção da circunferência do

Figura 17.26 Em ápices de caule tratados com colchicina, uma das camadas de células contém núcleos poliploides (8n) aumentados, demonstrando a presença de camadas distintas clonais no meristema apical do caule. (De Steeves e Sussex, 1989.) caule, sugerindo que cada camada deriva de um pequeno número de iniciais. Análises de linhagens celulares mostram que as identidades das células iniciais são determinadas por mecanismos dependentes de posição. Setores marcados que se estendem às regiões apicais do caule podem exibir mudanças abruptas na largura ou na espessura ao longo do tempo. Essas mudanças podem ser explicadas por divisões ocasionais que levam a um acentuado deslocamento das iniciais, que também podem ser deslocadas por células adjacentes a elas. Esse comportamento dinâmico indica que as identidades das iniciais apicais, incluindo seus padrões de divisões característicos, refletem sua posição relativa próxima à ponta do ápice caulinar, em vez de uma rígida identidade programada. Do mesmo modo, as identidades de células derivadas dessas iniciais também parecem ser em grande parte determinadas por mecanismos dependentes de posição. Se uma divisão periclinal incomum leva uma derivada de uma célula L2 a adotar uma posição superficial, essa célula em geral irá adotar uma identidade epidérmica que reflete sua nova localização. Fatores envolvidos no movimento e nas respostas de auxina influenciam a formação do MAC O estabelecimento do MAC, assim como o do MAR, é ligado a padrões complexos de transporte intercelular de auxina. Durante os estágios iniciais da embriogênese, a distribuição polar de proteínas PIN, em especial PINI, provoca a acumulação de auxina em regiões apicais, contudo, no início do estágio de coração, uma inversão na distribuição de proteínas PIN leva a uma redistribuição de auxina basalmente dirigida. Os fatores que determinam essas mudanças não são completamente compreendidos, mas mudanças no estado de fosforilação de PIN mediadas pela quinase PINOID e pela fosfatase PP2 podem ter efeitos significativos sobre a localização de PIN (ver Capítulo 19). Além disso, porém menos direto, aportes (inputs) na localização das proteínas PIN são sugeridos pelos fenótipos que resultam de genes defeituosos que codificam várias classes distintas de fatores de transcrição, incluindo membros das famílias KANADI, DORNRÓSCHEN e HD ZIP II. Os padrões alterados de desenvolvimento embrionário associados com esses mutantes foram

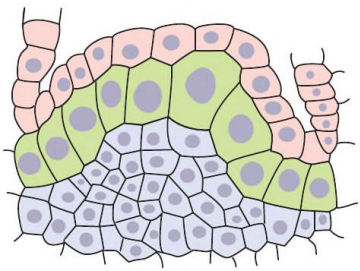
interpretados como causados por mudanças na distribuição de proteínas PIN, que precedem quaisquer alterações evidentes no crescimento ou na divisão celular. Uma consequência do complexo padrão de movimento de auxina no embrião é a formação de uma região 503 Capítulo 17 e Embriogênese apical central onde as atividades dependentes de auxina são baixas em relação àquelas nas regiões dos flancos (Figura 17.27). O transporte de auxina para fora dessa região converge com os fluxos superficiais ascendentes ao longo dos flancos do embrião para criar um máximo de auxina nas extremidades dos cotilédones em desenvolvimento. Esses pools de auxina alimentam fluxos descendentes que convergem no hipocótilo, para, então, continuar a formar o máximo de auxina no CQ discutido anteriormente. ARFs, assim como MP e o estreitamente relacionado NONPHOTOTROPIC HYPOCOTYL 4 (NPH4), são ativados por auxina para promover o desenvolvimento vascular, reforçando ainda mais esse padrão de transporte direcional. Mutantes carentes de MP e NPH4 não são somente deficientes em estruturas basais, tal como a raiz, mas também são carentes em cotilédones. As similaridades desses fenótipos àqueles associados com mutações que afetam os transportes de auxina mediados por PIN são coerentes com os modelos nos quais MP e NPHA4 possibilitam respostas dependentes de auxina. A formação embrionária do MAC requer a expressão coordenada de fatores de transcrição Embora muitos tipos de genes provavelmente sejam importantes na formação e na manutenção do MAC, triagens para mutantes que bloqueiam a formação do MAC realçam a significância de três classes adicionais de fatores de transcrição. Um deles é codificado por WUS e destaca-se por pertencer à mesma família de fatores de transcrição homeodomínio que inclui WOX5, que foi anteriormente descrito como desempenhando um importante papelno MAR. WUS é expresso em regiões subapicais tão cedo quanto o estágio embrionário de 16 células (Figura 17.28) e, como será discutido em mais detalhe, desempenha um importante papel na especificação e manutenção da identidade das iniciais apicais do MAC. Mais tarde, durante o estágio de transição,



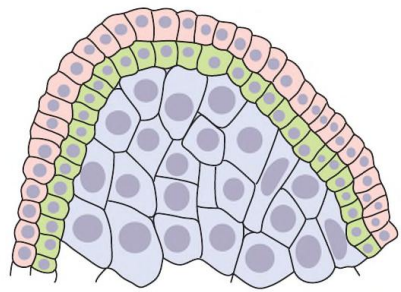
Controle 2n, 2n, 2n



8n, 2n, 2n



2n, 8n, 2n

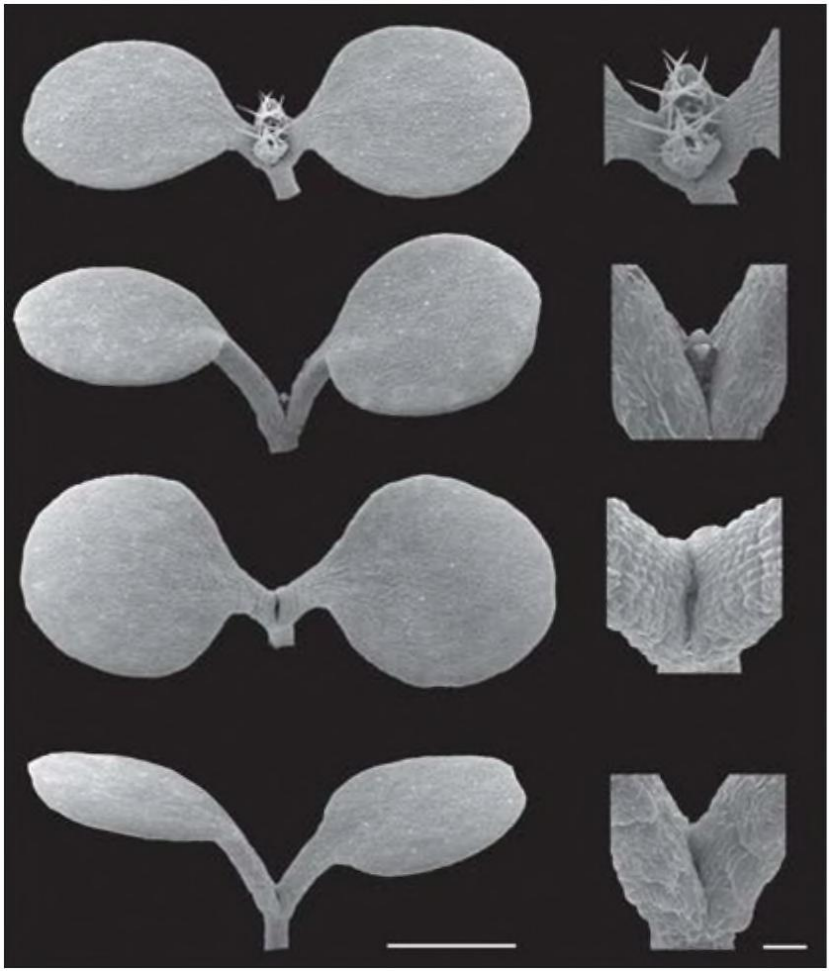


2n, 2n, 8n

504 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) Meristema Estágio de transição Zona intercotiledonar Meristema apical do caule Lado adaxial Lado Foi dá Tipo selvagem cucl/cuc? Estágio de Globular inicial Globular tardio Transição 16 células ç Expressão do WUS Zona periférica Wwus Figura 17.28 A formação da região apical envolve uma sequência definida de expressão gênica. A série superior ilustra o surgimento precoce da expressão de WUS em uma camada interna, que induz a expressão de CLAVATAS (CLV3) em camadas de células externas adjacentes. A expressão de AINTEGUMENTA (ANT) proporInício do estágio de coração Figura 17.27 Um modelo para o estabelecimento do padrão dependente de auxina do ápice caulinar. (A) Direção do transporte de auxina (setas) durante o estágio de transição e o início do estágio de coração em embriões de Arabidopsis. (B e C) Cortes transversais (como mostrado em A) através da região apical de um embrião do tipo selvagem (B) e de um duplo mutante gênico CUP-SHAPED COTYLEDON (CUC) (cucl/ cuc2) (C), mostrando a região do embrião que se desenvolverá no meristema apical do caule, nas zonas intercotiledonares e nos domínios adaxial e abaxial do cotilédone. No embrião do tipo selvagem, o MAC e as zonas intercotiledonares possuem níveis baixos de auxina e, consequentemente, níveis elevados de CUC, ao passo que o padrão oposto é observado nos primórdios cotiledonares laterais (flancos). Em um mutante cucl/cuc?, os cotilédones não conseguem se separar, impedindo, portanto, a formação de um meristema apical do caule. (De Jenik e Barton, 2005.) Cotilédone Adaxial (O o xina É Ss Abádal Adaxial | [= = Abaxial Coração tardio Indução da expressão de CLV3 Meristema caulinar da plântula Central Peripheral Zona medular STM Cuc2 ciona um marcador para a identidade foliar ou cotiledonar. A série inferior exibe cortes transversais no nível indicado pela linha tracejada acima e enfatiza os padrões de expressão gênica que demarcam as regiões cotiledonares e apicais caulinares emergentes. (De Laux et al., 2004.)

fatores de transcrição da classe NAC, codificados por CUP-SHAPED COTYLEDON (CUC) 1 e 2, são expressos em um faixa posicionada apicalmente entre os dois cotilédones em desenvolvimento (ver também Figura 17.27B). Finalmente, durante o estágio de coração, essa sequência de ativação gênica conclui como outra classe de fatores de transcrição homeodomínio, codificada por SHOOT MERISTEMLESS (STM), torna-se expressa em um domínio circular contido dentro do domínio de expressão CUC. Juntos, WUS e STM parecem ajudar a manter as células em um estado no qual elas podem proliferar e, assim, assegurar que o crescimento e a diferenciação de tecidos da parte aérea sejam equilibrados pela produção de novas células indeterminadas. A expressão localizada dos genes CUC e o subsequente surgimento de STM parecem refletir o nível relativamente baixo de atividades dependentes de auxina nas regiões centrais apicais, comparadas com aquelas de tecidos nos flancos (ver Figura 17.27B e €). Por exemplo, o bloqueio da sinalização de auxina nas regiões dos flancos cotiledonares, com mutações de MP e NPH4, leva à expressão ectópica de genes CUC nessas regiões. Além disso, um papel sinalizador da auxina é apoiado pela observação de que embriões normais tratados com inibidores do transporte de auxina (ver Figura 17.13) exibem defeitos (cotilédones em forma de taça), similares àqueles observados entre mutantes cuc. A expressão de genes semelhantes a CUC na região apical central do embrião proporciona um ambiente que possibilita processos de padronização adicionais, incluindo a expressão localizada do gene STM, que inicialmente coincide com o domínio de expressão em forma de faixa (stripelike) de CUC, porém depois se torna focalizada em um domínio circular central. Essa expressão depende das atividades do gene CUC, visto que a expressão de STM não ocorre em embriões mutantes cuc. Nos estágios finais do estabelecimento de MAC se vê a expressão de CLAVATAS (CLV3), que, como será discutido rapidamente, desempenha um papel-chave na limitação do número de células que funcionam como iniciais apicais. Uma combinação de interações positivas e negativas determina o tamanho do meristema apical Dado o contínuo recrutamento de células por vários tecidos e órgãos da parte aérea, seria esperado um mecanismo altamente harmônico para ajustar a taxa na qual novas células são produzidas, a fim de manter um tamanho consistente de MAC. A atividade do

gene WUS parece essencial para a manutenção da identidade das iniciais apicais. A perda da atividade de WUS em mutantes leva à diferenciação das apicais iniciais na zona central, bloqueando sua capacidade de se dividir e substituir células que são recrutadas por tecidos em diferenciação na zona periférica. Para aprender mais sobre como WUS pode alterar a transcrição para manter a identidade das iniciais apicais, os pesquisadores superexpressaram WUS transitoriamente usando um sistema induzível, e, após, monitoraram mu505 Capítulo 17 e Embriogênese danças globais nos níveis de transcritos usando microarranjos. Os níveis de transcritos de vários reguladores de resposta à citocinina ARR do tipo A, que atuam para reprimir a resposta à citocinina, diminuíram significativamente quando WUS foi superexpresso. Experimentos adicionais, usando gRT-PCR para monitorar a expressão do gene ARR, mostraram que esses genes foram reprimidos dentro de 4 horas e que a mesma repressão ocorreu quando a síntese proteica foi inibida por ciclo-hexamida. Esses resultados sugerem que WUS reprime diretamente os genes ARR, em vez de depender da síntese de um fator de transcrição intermediário. A interação direta de WUS com os promotores de genes ARR é sustentada também por experimentos nos quais complexos entre a proteína WUS e as sequências promotoras ARR7 foram detectados com anticorpos para WUS. Abordagens genéticas complementares, nas quais a superexpressão artificial de ARR7 resultou em um fenótipo do tipo wus, proporcionaram evidência adicional para um papel da citocinina na manutenção de MAC (Figura 17.29). Ao mesmo tempo em que WUS está atuando para promover a atividade das apicais iniciais, um conjunto distinto de genes conhecidos como CLAVATAs (do latim, “em forma de clava”) atua de modo oposto para limitar a atividade apical inicial. Três genes CLV distintos, CLVI, CLV2 e CLV3, foram primeiro descritos em Arabidopsis em termos de seus fenótipos mutantes, nos quais MAC se tor(A) (B) (O (D) Figura 17.29 Superexpressão de um regulador de resposta à citocinina ARR do tipo A (ARR7) em fenocópias wus de Arabidopsis. (A) Uma linha expressando fracamente tem uma morfologia do tipo selvagem. (B) Uma linha expressando muito tem um fenótipo intermediário. (C) Uma linha expressando intensamente tem um fenótipo muito similar âquele de wus. (D) Uma plântula mutante wus. Barra de escala = 1 mm para plântulas e 100 um para os destaques de meristemas. (De Leibfried et al., 2005.)



506 Unidade Ill *s Crescimento e Desenvolvimento 1. 3. cLV3 WUSs =eLvi Um aumento no número de células-tronco promove a transcrição de CLVS. Figura 17.30 Modelo do circuito de realimentação que mantém células iniciais no MAC. À medida que o número de células-tronco diminui, o nível de CLV3 é reduzido, permitindo a expressão de WUS, que causa um aumento no número de células-tronco. Ne29,4 CLV3, um pequeno peptídeo, liga-se a CLV1 e suprime a expressão de WUS. WUS é necessário para a manutenção do número de células-tronco. na extremamente dilatado. Os fenótipos de meristemas dilatados compartilhados por mutantes sugerem que as proteínas codificadas por esses genes atuam de maneira independente. Análises moleculares e bioquímicas suportam essa ideia, proporcionando evidência de que as proteínas CLV interagem fisicamente entre si para funcionar como um relé de sinalização tipo proteína quinase, cujos resultados atuam para limitar o tamanho do meristema. CLV1 codifica um receptor quinase de repetição rico em leucina (LRRK, leucine-rich repeat receptor kinase), um tipo de proteína transmembrana cuja atividade quinase intracelular é ativada pela ligação de ligantes específicos ao domínio receptor extracelular rico em leucina. (Ver Capítulo 15 para informação adicional sobre as rotas de sinalização do receptor quinase.) CLV2 é muito similar a CLV1, mas não possui o domínio quinase intracelular e, assim, parece depender da interação com outras proteínas intracelulares para suas saídas de sinalização. Um aspecto-chave da saída de sinalização de CLV1 e CLV2 que limita o meristema é a exigência que essas proteínas se liguem a um pequeno peptídeo de 11 kD codificado por CLV3, que normalmente parece ser o fator limitante na determinação dos níveis de saída de sinalização. Em virtude dessa dependência, o tamanho do meristema pode ser controlado eficientemente pela regulagem da quantidade de proteína CLV3, que então ativa uma cascata de sinalização dependente de CLV1 e CLV2 para reprimir de alguma forma o crescimento do meristema. Não surpreende que o gene WUS promotor do meristema tenha sido implicado por evidência genética como um importante alvo da repressão promovida por CLV. Por exemplo, em mutantes clv, a transcrição de WUS é aumentada, o que leva a um aumento no tamanho do MAC. De modo oposto, quando CLV3 é superexpresso, a transcrição de WUS é reprimida, levando a uma fenocópia do fenótipo mutante

wus em que o meristema é perdido. Parece plausível que uma diversidade de parâmetros fisiológicos e de crescimento possa influenciar o tamanho do meristema via controle dos níveis de CLV3. Um exemplo instrutivo de tal controle é visto na regulação de CLV3 por WUS, cuja expressão promove a transcrição do gene CLV3. Embora essa interação possa parecer um pouco contraintuitiva, dado que o próprio WUS é um alvo da repressão promovida por CLV, a combinação da ativação da sinalização de CLV por WUS, ao lado da inibição de WUS pela sinalização de CLV, proporciona um mecanismo para estabilizar os níveis de WUS e, portanto, o tamanho do meristema (Figura 17.30). Por esse modelo, o aumento nos níveis de WUS fomentaria a expressão dos genes que promovem a identidade inicial apical em células que se situam dentro da zona central. Ao mesmo tempo, o aumento nos níveis de WUS também ativaria a transcrição de CLV3, aumentando assim os níveis do peptídeo CLV3 e conduzindo à repressão de WUS mediada por CLV. Esse exemplo, no qual a atividade de WUS é autolimitada via inibição retroalimentada mediada por CLV, proporciona um dos exemplos clássicos de regulação homeostática no desenvolvimento vegetal. A classe de genes homeodomínio KNOX ajuda a manter a capacidade proliferativa do MAC pela regulação dos níveis de citocinina e GA Embora a manutenção de células-tronco em MAC e MAR possa depender de mecanismos similares, ambos envolvendo fatores de transcrição da família WOX (WUS e WOX5), certos aspectos desses mecanismos no MAC são únicos. Por exemplo, a produção de órgãos laterais em estreita proximidade às células mais pluripotentes do meristema parece requerer um nível adicional de regulação, o qual é promovido por membros de outra família de fatores de transcrição homeodomínio. A primeira análise funcional desses genes focalizou como a sua expressão ectópica

Figura 17.31 | Modelo de como a expressão do fator de transcrição KNOX STM eleva os níveis de citocinina, enquanto reprime GA no MAC. P4 é uma folha em desenvolvimento, e PO é o local onde o próximo primórdio foliar será formado. (De Hudson, 2005.) promoveu a formação de folhas contorcidas com protuberâncias do tipo nó (knotlike). Logo, tornou-se claro, entretanto, que esta classe de genes, denominada KNOX devido ao mutante original de milho KNOTTEDI e à proteína homeobox que ele codifica, tem um papel proeminente na manutenção do MAC. Um exemplo típico envolve o gene STM de Arabidopsis anteriormente discutido. Esse gene KNOX é expresso ao longo de quase todo o corpo do meristema, mas não em grupos de células em posições nos flancos, destinadas a se tornarem primórdios foliares (PO na Figura 17.31). Em mutantes em que a expressão STM é deficiente, o MAC não consegue se formar ou não é mantido durante o crescimento vegetativo. Ideias sobre como as proteínas KNOX funcionam foram obtidos em experimentos que mostram que a instabilidade do meristema associada com a perda da atividade de STM pode ser recuperada pela aplicação exógena de citocinina. Além disso, a expressão de STM no MAC ativa a transcrição de genes que codificam isopentenil transferases envolvidas na biossíntese de citocinina. Essas observações corroboram a ideia de que, em mutantes stm, a citocinina aplicada exogenamente recupera o MAC, mediante compensação da biossíntese reduzida do hormônio, e de que a citocinina atua para estabilizar os meristemas (ver Figura 17.31; ver também Figura 17.29). Uma segunda função-chave dos genes da classe KNOX é suprimir a acumulação de GA no MAC. Em uma diversidade de espécies, os genes KNOX mostraram reprimir diretamente a transcrição de GA 20-OXIDASE1, que codifica uma enzima para uma etapa limitante da velocidade de biossíntese da forma ativa de GA (ver Figura 17.31). Indiretamente, as proteínas KNOX também reprimem a atividade de GA no meristema via citocinina, que estimula a expressão de GA 2-OXIDASE nos limites entre as folhas emergentes e o MAC. GA 2-OXIDASE codifica uma enzima que decompõe o GA biologicamente ativo, e acredita-se que esse mecanismo adicional evite o movimento de GA ativo para o MAC a partir de folhas próximas em desenvolvimento (p. ex. P4 na Figura 17.31). Experimentos genéticos mostraram que a ativação artificial da sinalização de GA

no MAC desestabiliza o meristema, demonstrando que a restrição dos níveis de GA no MAC provavelmente seja um mecanismo-chave pelo qual os genes KNOX contribuem para a estabilidade do meristema. Zonas localizadas de acumulação de auxina promovem a iniciação foliar Uma questão de longa data em biologia vegetal diz respeito a como é alcançada a disposição característica das folhas no caule, ou filotaxia. Os três padrões filotáxicos 507 Capítulo 17 « Embriogênese P4 q a ox; GA ERR ca se vo Lo a Identidade do MAC básicos, denominados alternado, decussado (oposto) e espiralado, podem estar vinculados diretamente ao padrão de iniciação dos primórdios foliares sobre o meristema apical do caule (Figura 17.32). Esses padrões dependem de muitos fatores, incluindo fatores intrínsecos que tendem a produzir uma filotaxia que é característica de uma espécie. Entretanto, fatores ambientais ou mutações (p. ex. o mutante abphyll de milho, ou os mutantes clavata de Arabidopsis), que levam a mudanças no tamanho ou na forma do meristema, também podem afetar a filotaxia, sugerindo que o mecanismo dependente da posição desempenha papéis importantes. A dependência da posição também é sustentada por experimentos clássicos, nos quais foi mostrado que cortes cirúrgicos no ápice do caule perturbam o posicionamento dos primórdios foliares nas proximidades. Os estudos envolvendo manipulação experimental do ápice caulinar em Arabidopsis e no tomateiro mostraram que a auxina pode influenciar as posições das folhas. Por exemplo, mediante a aplicação de quantidades pequenas de auxina diretamente no meristema apical do caule, primórdios foliares podem ser induzidos a se formar em posições anormais no ápice caulinar, sugerindo que esse hormônio seja um fator-chave na determinação da iniciação foliar (Figura 17.33). Apoio adicional a essa hipótese é proporcionado pelas mudanças nos padrões de iniciação foliar resultantes das aplicações experimentais de inibidores do transporte de auxina. Alternado Decussado Espiralado Figura 17.32 Trêstipos de arranjo foliar (padrões filotáxicos) ao longo do eixo caulinar. Os mesmos termos são usados também para inflorescências e flores.

Primórdio mais Local do próximo recentemente formado, primórdio que tem simetria radial neste estágio O primórdio alonga-se no eixo proximal-distal O primórdio começa a achatar-se, desenvolvendo um eixo adaxial-abaxial (B) (C) Diversas abordagens complementares têm agora fornecido evidências convincentes de que os locais de iniciação foliar correspondem às zonas localizadas de acumulação de auxina. Embora seja difícil medir diretamente os níveis de auxina nessas pequenas regiões, máximos localizados de concentração podem ser inferidos dos repórteres DRS, cuja atividade exibe uma estreita correspondência com os locais de iniciação foliar. A formação desses máximos pode ser explicada pela distribuição assimétrica de proteínas PIN nas células, que mediaria a convergência de fluxos superficiais de auxina das partes basais do caule com fluxos descendentes e laterais a partir do ápice do caule (ver Figura 17.334). Os processos de desenvolvimento que regulam o crescimento foliar são descritos em detalhe no Capítulo 19. Figura 17.33 (A) Os sítios de formação de folhas estão relacionados a padrões de transporte polar de auxina. Os padrões de movimento de auxina (setas) podem ser inferidos a partir da localização assimétrica das proteínas PIN. PO, P1, P2 e P3 referem-se às idades dos primórdios foliares; PO corresponde ao estágio em que a folha começa a evidenciar seu desenvolvimento, e P1, P2 e P3 representam folhas progressivamente mais velhas. Os primórdios foliares são iniciados onde a auxina se acumula. O movimento acrópeto (em direção à ponta) de auxina é bloqueado na fronteira que separa as zonas central e periférica (2C e ZP, respectivamente), levando a um aumento dos níveis de auxina nesta posição e à iniciação de uma folha (PO). O primórdio foliar formado recentemente (P1) age como um dreno de auxina, evitando assim a iniciação de novas folhas diretamente acima dele. O deslocamento de uma folha mais madura (P2) para longe da ZP permite que os movimentos acrópetos de auxina se restabeleçam, possibilitando, assim, a iniciação de outra folha. (B) Micrografia eletrônica de varredura de um meristema de inflorescência pin! que não consegue produzir o primórdio foliar. Ver Figura 17.12A para uma foto de uma planta mutante pin7. (C) Primórdio foliar induzido no meristema de inflorescência de um mutante pinf, pela aplicação de uma microgota de AIA em pasta de lanolina no lado do meristema.

(A de Reinhardt et al., 2003; B de Vernoux et al., 2000; C de Reinhardt et al., 2003.) O câmbio vascular Em comparação ao MAC e ao MAR posicionados terminalmente, o câmbio vascular apresenta uma organização meristemática muito distinta, que se estende por quase todo o comprimento do eixo apical-basal da planta e que atua para produzir os tecidos vasculares ao longo do eixo radial. Embora a organização exata do câmbio varie consideravelmente entre as plantas com sementes, uma característica constante é vista no posicionamento de uma ou mais camadas de células que atuam como iniciais para os tecidos vasculares. Em geral, as derivadas das iniciais que são deslocadas para dentro se desenvolvem como xilema, enquanto aquelas que são deslocadas para fora se desenvolvem como floema. Pela manutenção dessas iniciais, o câmbio proporciona um meio para aumentar a capacidade de transporte vascular do caule ou da raiz à medida que a planta cresce. A manutenção de iniciais indeterminadas em vários tipos de meristemas depende de mecanismos similares A despeito de algumas distinções significantes na organização do câmbio, comparado com o MAC e o MAR, certos aspectos comuns, como a necessidade de manter um conjunto estável de iniciais, sugerem que esses diferentes tipos de meristemas poderiam depender de mecanismos similares. Várias linhas de análise têm sido usadas para explorar essa ideia. Em um nível descritivo, o câmbio mostra elevada expressão de genes que são importantes em outros tipos de meristemas, incluindo genes KNOX e WOX. Em anos recentes, análises genéticas proporcio

(A) Meristema apical do caule (MAC) Células-tronco da zona central Zona periférica Células-tronco Centro E medular organizador Célula-tronco Destino da célula-tronco CLV1 CLV2 E E» Figura 17.34 Comparação de três processos de padronização distintos que exploram as interações reguladoras entre pequenos peptídeos e fatores de transcrição da classe WOX. (A) Promoção naram exemplos em que a expressão desses genes mostra contribuir para o funcionamento do câmbio, provendo detalhes adicionais sobre as relações funcionais entre os tipos de meristemas. Uma comparação esclarecedora que realça os mecanismos similares entre os tipos de meristemas é vista nos papéis desempenhados pelos fatores de transcrição da classe WOX. Como afirmado na discussão anterior, as atividades de iniciais tanto no MAC como no MAR dependem da atividade de fatores de transcrição da classe WOX: WUS promove a atividade de iniciais no MAC (Figura 17.34A), enquanto WOX5 contribui para a função de iniciais no MAR (Figura 17.34B). Digno de registro, experimentos envolvendo a expressão artificial de WOX5 e WUS demonstraram que esses genes são funcionalmente intercambiáveis se expressos no tecido apropriado. Paralelos adicionais são vistos na maneira em que as atividades de WOX5 e de WUS são suprimidas por pequenos peptídeos relacionados, CLE40 e CLV3, respectivamente. Além disso, em ambos os casos, os pequenos peptídeos parecem reprimir a atividade de WOX via suas interações com LRRK Ss. (B) Meristema apical da raiz (MAR) A,70] Me, jo AERPO)) Célula do centro quiescente 509 Capítulo 17 e Embriogênese (C) Procâmbio/câmbio Centro Procâmbio Floema quiescente (CQ) ay Destino (uoxa)— da célula“tronco t Célula do procâmbio Destino da | | célula-tronco Célula-tronco da columela Célula do floema WUS das iniciais apicais em MAC. (B) Promoção WOX5 de iniciais em MAR. (C) Promoção WOX4 de iniciais no câmbio vascular. (De Miyashima et al., 2013.) Trabalhos mais recentes sugeriram que o câmbio vascular conta com um mecanismo similar, onde a manutenção das iniciais depende da atividade de WOX4, que, assim como WUS e WOX5, é regulada pela interação de pequenos peptídeos com um LRRK, nesse caso PHLOEM INTERCALATED WITH XYLEM(PXY)/ TDIF RECEPTOR (TDR) (Figura 17.340). Entretanto, diferente dos meristemas apicais, em que a expressão dos pequenos peptídeos leva à transcrição reduzida de WOX5 e WUS, limitando assim a

atividade inicial apical, a expressão dos peptídeos CLE41 e CLE44, ao contrário, promove a atividade de WoOxXa4. A despeito dessa diferença, o tema comum de regulação de fatores de transcrição mediada por peptídeos sugere uma forma de controle que pode ser especialmente apropriada para manter células iniciais em um estado indeterminado e que pode operar em distâncias relativamente curtas. Análises adicionais devem auxiliar a esclarecer se os aspectos funcionalmente relacionados desses módulos reguladores refletem suas derivações a partir de um mecanismo ancestral comum versus a evolução convergente que explorou elementos apropriados para manter as células em um estado indeterminado.

RESUMO A geração esporofítica das plantas começa com os eventos de fecundação que iniciam a embriogênese. Divisões celulares reguladas produzem o eixo polar e a simetria bilateral do embrião. Tanto sinais móveis como posicionais funcionam como reguladores morfogênicos. Um amplo conjunto desses mecanismos reguladores funciona na elaboração subsequente dos órgãos vegetais durante o crescimento pós-embrionário. As plantas, após o período embrionário, retêm meristemas (nichos de células-tronco), que são sítios de divisão celular indiferenciada para proporcionar o crescimento plástico e adaptativo. Visão geral do crescimento e do desenvolvimento vegetal e As células meristemáticas são indeterminadas e fundamentais para o crescimento e o desenvolvimento da planta (Figura 17.1). e Há três estágios principais no desenvolvimento vegetal: a embriogênese, o desenvolvimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo (Figura 17.2). Embriogênese: as origens da polaridade Entre as espermatófitas, a polaridade apical-basal é estabelecida no início da embriogênese (Figuras 17.3-17.5). Mecanismos dependentes de posição para a determinação do destino celular orientam a embriogênese (Figura 17.7). Mutantes de Arabidopsis demonstram que outro processo diferente de uma seguência fixa de divisão celular deve guiar a formação do padrão radial (Figura 17.8). O potencial para o movimento intercelular de proteínas se altera durante o desenvolvimento (Figura 17.9). Triagens de plântulas defeituosas mutantes revelam genes que são essenciais para a embriogênese normal de Arabidopsis (Figura 17.10). A auxina (ácido 3-indol-acético) pode funcionar como um sinal químico móvel durante a embriogênese (Figuras 17.11-17.14; Tabela 17.1). A padronização radial guia a formação de camadas de tecidos (Figura 17.15). Dois genes de Arabidopsis estabelecem a identidade epidérmica normal (Figura 17.16). Diferentes genes estabelecem tecidos internos, incluindo os tecidos vasculares e corticais (Figuras 17.17-17.19). Tecidos meristemáticos: bases para o crescimento indeterminado e Os meristemas apicais de raiz e de caule usam estratégias similares para possibilitar o crescimento indeterminado. O meristema apical da raiz e A origem de diferentes tecidos da raiz pode ser rastreada pelos distintos tipos de células iniciais (Figuras 17.20, 17.21). e O comportamento das iniciais no MAR depende da

ativação de uma série de fatores de transcrição pela auxina (Figura 17.22). e A citocinina atuando em oposição à auxina estabelece a identidade apical-basal das duas células que se originam da hipófise (Figura 17.23). O meristema apical do caule e O meristema apical do caule tem uma estrutura distinta do meristema apical da raiz (Figuras 17.24, 17.25). e Os tecidos do caule são derivados de diversos conjuntos distintos de iniciais apicais (Figura 17.26). Proteínas PIN determinam os níveis de auxina ao longo do MAC, provocando fluxos de auxina para longe das iniciais e desencadeando a formação de primórdios foliares (Figura 17.27). e A formação embrionária do MAC requer a expressão coordenada de fatores de transcrição específicos para estabelecer um conjunto de células indeterminadas com potencial para proliferação continuada (Figura 17.28). O fator de transcrição WUS mantém a identidade das iniciais apicais pela suprarregulação (up-regulating) da sinalização por citocinina no MAC (Figura 17.29). e A atividade de WUS é autolimitada via retroalimentação mediada por CLV (Figura 17.30). * A expressão dos fatores de transcrição KNOX promove a produção de citocinina no MAC, enquanto limita os níveis de GA (Figura 17.31). e Os padrões filotáxicos são diretamente ligados ao padrão de formação das folhas (Figura 17.32). Os locais de iniciação foliar são determinados em sítios de acumulação localizada de auxina (Figura 17.33). O câmbio vascular e Os fatores de transcrição WOX e pequenos módulos peptídicos de sinalização são usados em vários contextos para promover a identidade de células-tronco (Figura 17.34).

RESUMO

A geração esporofítica das plantas começa com os eventos de fecundação que iniciam a embriogênese. Divisões celulares reguladas produzem o eixo polar e a simetria bilateral do embrião. Tanto sinais móveis como posicionais funcionam como reguladores morfogênicos. Um amplo conjunto desses mecanismos reguladores funciona na elaboração subsequente dos órgãos vegetais durante o crescimento pós-embrionário. As plantas, após o período embrionário, retêm meristemas (nichos de células-tronco), que são sítios de divisão celular indiferenciada para proporcionar o crescimento plástico e adaptativo.

Visão geral do crescimento e do desenvolvimento vegetal

- As células meristemáticas são indeterminadas e fundamentais para o crescimento e o desenvolvimento da planta (**Figura 17.1**).
- Há três estágios principais no desenvolvimento vegetal: a embriogênese, o desenvolvimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo (**Figura 17.2**).

Embriogênese: as origens da polaridade

- Entre as espermatófitas, a polaridade apical-basal é estabelecida no início da embriogênese (**Figuras 17.3-17.5**).
- Mecanismos dependentes de posição para a determinação do destino celular orientam a embriogênese (**Figura 17.7**). Mutantes de *Arabidopsis* demonstram que outro processo diferente de uma sequência fixa de divisão celular deve guiar a formação do padrão radial (**Figura 17.8**).
- O potencial para o movimento intercelular de proteínas se altera durante o desenvolvimento (**Figura 17.9**).
- Triagens de plântulas defeituosas mutantes revelam genes que são essenciais para a embriogênese normal de *Arabidopsis* (**Figura 17.10**).
- A auxina (ácido 3-indol-acético) pode funcionar como um sinal químico móvel durante a embriogênese (**Figuras 17.11-17.14; Tabela 17.1**).
- A padronização radial guia a formação de camadas de tecidos (**Figura 17.15**).
- Dois genes de *Arabidopsis* estabelecem a identidade epidérmica normal (**Figura 17.16**).
- Diferentes genes estabelecem tecidos internos, incluindo os tecidos vasculares e corticais (**Figuras 17.17-17.19**).

Tecidos meristemáticos: bases para o crescimento indeterminado

- Os meristemas apicais de raiz e de caule usam estratégias similares para possibilitar o crescimento indeterminado.

O meristema apical da raiz

- A origem de diferentes tecidos da raiz pode ser rastreada pelos distintos tipos de células iniciais (**Figuras 17.20, 17.21**).
- O comportamento das iniciais no MAR depende da ativação de uma série de fatores de transcrição pela auxina (**Figura 17.22**).
- A citocinina atuando em oposição à auxina estabelece a identidade apical-basal das duas células que se originam da hipófise (**Figura 17.23**).

O meristema apical do caule

- O meristema apical do caule tem uma estrutura distinta do meristema apical da raiz (**Figuras 17.24, 17.25**).
- Os tecidos do caule são derivados de diversos conjuntos distintos de iniciais apicais (**Figura 17.26**).
- Proteínas PIN determinam os níveis de auxina ao longo do MAC, provocando fluxos de auxina para longe das iniciais e desencadeando a formação de primórdios foliares (**Figura 17.27**).
- A formação embrionária do MAC requer a expressão coordenada de fatores de transcrição específicos para estabelecer um conjunto de células indeterminadas com potencial para proliferação continuada (**Figura 17.28**).
- O fator de transcrição WUS mantém a identidade das iniciais apicais pela suprarregulação (*up-regulating*) da sinalização por citocinina no MAC (**Figura 17.29**).
- A atividade de WUS é autolimitada via retroalimentação mediada por CLV (**Figura 17.30**).
- A expressão dos fatores de transcrição KNOX promove a produção de citocinina no MAC, enquanto limita os níveis de GA (**Figura 17.31**).
- Os padrões filotáxicos são diretamente ligados ao padrão de formação das folhas (**Figura 17.32**).
- Os locais de iniciação foliar são determinados em sítios de acumulação localizada de auxina (**Figura 17.33**).

O câmbio vascular

- Os fatores de transcrição WOX e pequenos módulos peptídicos de sinalização são usados em vários contextos para promover a identidade de células-tronco (**Figura 17.34**).

Capítulo 17 e Embriogênese 511 MATERIAL DA INTERNET e Tópico 17.1 Dormência embrionária A capacidade das sementes de permanecer dormentes por longos períodos e, após, germinar sob condições favoráveis reflete a atividade de programas fisiológicos complexos. * Tópico 17.2 Embriogênese do arroz A embriogênese do arroz é típica daquela encontrada na maioria das monocotiledôneas, sendo distinta da de Arabidopsis. * Tópico 17.3 Polaridade do zigoto de Fucus Uma ampla variedade de gradientes externos pode polarizar o crescimento de células que são inicialmente apolares. e Tópico 17.4 Desenvolvimento da raiz de Azolla Estudos anatômicos da raiz da pteridófita aquática Azolla proporcionaram ideias sobre o destino celular durante o desenvolvimento da raiz. * Ensaio 17.1 Determinação do plano de divisão em células vegetais As células vegetais parecem utilizar mecanismos diferentes daqueles utilizados por outros eucariotos para controlar seus planos de divisão. * Ensaio 17.2 Meristemas vegetais: uma visão histórica geral Os cientistas usaram muitas abordagens para descobrir os segredos dos meristemas vegetais. Leituras sugeridas Aichinger, E., Kornet, N, Friedrich, T. and Laux, T. (2012) Plant stem cell niches. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 615-636. Aloni, R. (1995) The induction of vascular tissue by auxin and cytokinin. In Plant Hormones and their Role in Plant growth Development, 2nd ed., P. J. Davies ed. Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 531-546. Barlow, P. W. (1994) Evolution of structural initial cells in apical meristems of plants. J. Theor. Biol. 169: 163-177. Esau, K. (1965) Plant Anatomy, 2nd ed. Wiley, New York. Hudson, A. (2005) Plant meristems: Mobile mediators of cell fate. Curr. Biol. 15: R803-R805. Jenik, P. D, and Barton, M. K. (2005) Surge and destroy: The role of auxin in plant embryogenesis. Development 132: 3577-3585. Laux, T., Wurschum, T., and Breuninger, H. (2004) Genetic regulation of embryonic pattern formation. Plant Cell 16 (Suppl): S190-5202. Maule, A. J., Benitez-Alfonso, Y., and Faulkner, C. (2011) Plasmodesmata - Membrane tunnels with attitude. Curr. Opin. Plant Biol. 14: 683-690. Meyerowitz, E. M. (1996) Plant development: Local control, global patterning. Curr. Opin. Genet. Dev. 6: 475-479. Miyashima, S., Sebastian, J., Lee, J.Y. and Helariutta, Y. (2013) Stem cell function during plant vascular development. EMBOJ. 32: 178-198. Poethig, R. S. (1997) Leaf morphogenesis in flowering plants. Plant Cell 9:

1077-1087. Raghavan, V. (1986) Embryogenesis in Angiosperms. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Reinhardt, D, Pesce, E. R,, Stieger, P., Mandel, T. Baltensperger, K., Bennett, M,, Traas, J., Friml, J. and Kuhlemeier, C. (2003) Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. Nature 426: 255-260. Sachs, T. (1991) Cell polarity and tissue patterning in plants. Development 113 (Supplement 1): 83-98. Scheres, B., Wolkenfelt, H., Willemsen, V., Terlouw, M., Lawson, E., Dean, C, and Weisbeek, P. (1994) Embryonic origin of the Arabidopsis primary root and root meristem initials. Development 120: 2475-2487. Scheres, B. (2013) Rooting plant development. Development, 140: 939-941. Silk, W. K. (1984) Quantitative descriptions of development. Ann. Rev. Plant Physiol. 35: 479-518. Sparks, E., Wachsman, G. and Benfey, P. N. (2013) Spatiotemporal signalling in plant development. Nat. Rev. Genet. 14: 631-644. Steeves, T. A, and Sussex, I.M. (1989) Patterns in Plant Development. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 17.1 Dormência embrionária** A capacidade das sementes de permanecer dormentes por longos períodos e, após, germinar sob condições favoráveis reflete a atividade de programas fisiológicos complexos.
- **Tópico 17.2 Embriogênese do arroz** A embriogênese do arroz é típica daquela encontrada na maioria das monocotiledôneas, sendo distinta da de *Arabidopsis*.
- **Tópico 17.3 Polaridade do zigoto de *Fucus*** Uma ampla variedade de gradientes externos pode polarizar o crescimento de células que são inicialmente apolares.
- **Tópico 17.4 Desenvolvimento da raiz de *Azolla*** Estudos anatômicos da raiz da pteridófita aquática *Azolla* proporcionaram ideias sobre o destino celular durante o desenvolvimento da raiz.
- **Ensaio 17.1 Determinação do plano de divisão em células vegetais** As células vegetais parecem utilizar mecanismos diferentes daqueles utilizados por outros eucariotos para controlar seus planos de divisão.
- **Ensaio 17.2 Meristemas vegetais: uma visão histórica geral** Os cientistas usaram muitas abordagens para descobrir os segredos dos meristemas vegetais.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula “Não está morto, está descansando.” — Monthy Phyton o Capítulo 17, foram discutidos os primeiros estágios da embriogênese que ocorrem nas sementes das angiospermas em desenvolvimento. Sementes são unidades dispersoras especializadas exclusivas da divisão Spermatophyta, ou plantas com sementes. Tanto nas angiospermas quanto nas gimnospermas, as sementes desenvolvem-se a partir dos rudimentos seminais (óvulos), que contêm o gametófito feminino, discutido no Capítulo 21. Após a fecundação, o zigoto resultante desenvolve-se em um embrião. O empacotamento do embrião contido em uma semente foi uma das muitas adaptações que liberaram a reprodução vegetal da dependência da água. Por isso, a evolução das plantas com sementes representa um importante acontecimento na adaptação das plantas à terra firme. Neste capítulo, segue a discussão da sequência do desenvolvimento pela descrição dos processos de germinação da semente e estabelecimento da plântula — pela qual passa a geração das primeiras folhas fotossintetizantes e de um sistema de raízes mínimo. Em geral, entre a embriogênese e a germinação, há um período de maturação da semente seguido pela quiescência, durante a qual a disseminação da semente ocorre. A germinação é, então, atrasada até que as condições de água, oxigênio e temperatura estejam favoráveis para o crescimento da plântula. Algumas sementes necessitam de tratamento adicional, como luz ou abrasão física, antes que possam germinar, condição conhecida como dormência. Além de servirem como uma barreira protetora durante a embriogênese, as sementes também proporcionam a nutrição durante a embriogênese e o desenvolvimento inicial da plântula. As reservas das sementes são armazenadas em diversos tipos de tecidos. Uma vez que o processo de germinação está intimamente ligado à mobilização das reservas armazenadas, é feita inicialmente uma descrição da estrutura e da composição da semente. Após, são considerados vários tipos de dormência da semente, os quais, em alguns casos, devem ser superados para a germinação ocorrer. É discutida, então, a mobilização das reservas armazenadas em diferentes tipos de tecidos, sendo também explorado o papel dos hormônios na coordenação dos processos de crescimento da plântula e mobilização de reservas.

514 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Durante o estabelecimento da plântula, as respostas da planta à luz, à gravidade e ao toque auxiliam na orientação das raízes e da parte aérea da planta em seus respectivos ambientes. Além disso, a diferenciação do tecido vascular promove a ligação crucial entre a raiz e a parte aérea para o movimento de água e minerais. Por fim, será descrito o processo de ramificação das raízes, um estágio crucial no estabelecimento da plântula. Estrutura da semente Este capítulo tem como foco as sementes das angiospermas por causa de sua extraordinária diversidade e importância para a agricultura, porém é importante reconhecer as diferenças básicas entre angiospermas e gimnospermas. Algumas das principais mudanças anatômicas associadas à evolução das sementes são discutidas no Tópico 18.1 na internet. Todas as sementes estão envoltas por uma camada externa protetora de células mortas denominada testa, ou capa da semente. Entretanto, a testa pode, em algumas situações, estar fusionada com o pericarpo, ou parede do fruto, derivado da parede do ovário. Nesse caso, a "semente" é, de fato, um fruto. A Tabela 18.1 lista alguns exemplos familiares de sementes verdadeiras versus frutos que se assemelham a sementes. A anatomia da semente varia amplamente entre diferentes grupos de plantas O embrião da angiosperma é uma estrutura relativamente simples que consiste no eixo embrionário e em um ou dois cotilédones. O eixo é composto da radícula, ou raiz embrionária, do hipocótilo, ao qual os cotilédones estão aderidos, e do eixo caulinar portando a plúmula, ou primeiro primórdio foliar. Apesar da simplicidade do embrião e do número limitado de tecidos que o circundam, a anatomia da semente exibe uma considerável diversidade entre os diferentes grupos de plantas. As sementes aparecem de todas as formas e tamanhos, indo da menor semente de TABELA 18.1 Semente Sementes ou frutos? Espécies de Brassica (p. ex., canola, mostarda, repolho) Castanha-do-pará Mamona Feijão-café Algodoeiro Leguminosas (p. ex., ervilhas, feijão) Abóboras (p. ex., pepino, abóbora) Tomateiro Fonte: Bewley et al., 2013, p. 3. orquídea, que pesa um micrograma (10° g), até a enorme semente do coco-do-mar, batendo a marca de 30 kg! Alguns exemplos representativos de sementes de eudicotiledôneas e monocotiledôneas são mostrados na Figura 18.1. As sementes podem ser categorizadas amplamente como endospérmicas e não

endospérmicas, dependendo da presença ou ausência de um endosperma triploide bem formado na maturidade. Por exemplo, sementes de beterraba são não endospérmicas, pois o endosperma triploide é bastante utilizado durante o desenvolvimento do embrião. Ao contrário, o perisperma e os cotilédones de reserva servem como fontes principais de nutrientes durante a germinação (ver Figura 18.1). O perisperma é derivado do nucelo, o tecido materno que origina o rudimento seminal (ver Capítulo 21). Em geral, sementes de feijoeiro (Phaseolus vulgaris) e sementes de leguminosas também são não endospérmicas, dependendo da reserva de seus cotilédones, que compõem a maior parte da semente para suas reservas de nutrientes. Ao contrário, as sementes de mamona (Ricinus communis), cebola (Allium cepa), trigo (Triticum spp) e milho (Zea mays) são todas endospérmicas. Mantendo seu papel como um tecido de reserva de nutrientes, o endosperma em geral é rico em amido, óleos e proteínas. Alguns tecidos do endosperma têm paredes celulares espessas que se rompem durante a germinação, liberando uma diversidade de açúcares. A camada mais externa do endosperma em algumas espécies diferencia-se em um tecido secretor especializado com paredes primárias espessas denominado camada de aleurona, chamado assim porque é composto de células preenchidas com vacúolos de reserva de proteínas, originalmente denominados grãos de aleurona. Como será visto mais adiante, a camada de aleurona tem um papel importante na regulação da dormência em certas sementes de eudicotiledôneas. Em sementes de trigo e nas de outros membros da família Poaceae (família das gramíneas), camadas secretoras de aleurona são também responsáveis pela mobilização de reservas de nutrientes durante a germinação. Fruto (e tipo) Freixo, ácer, olmo (sâmara) Trigo-mourisco, anêmona, avens (aquênio) Cereais (cariopse) Avelá e nogueira (noz), carvalho (bolota) Alface, girassol e outras Compositae (cípsela)

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula O Testa ctitiones ZE NC endosperma AN. Meristema apical | do caule gp Hipocótilo j Perisperma Radícula Beterraba Testa. Endosperma // Testa Camada "| de aleurona) Primeiras no folhas Cotilédones < < | | (na plúmula) | Meristema ta a E apical do Cotilédones = | caule N (reserva de À Radícula —— &S nutrientes) Feno-grego Feijão-trepador Testa e pericarpo Ea Figura 18.1 Camada de aleurona Endosperma Escutelo — Ma Coleóptilo | e folhas , Meristema S apical do NS caule e Coleorriza Trigo Os embriões dos grãos dos cereais são altamente especializados e merecem um exame mais cuidadoso por causa de sua importância agrícola e porque têm sido utilizados como sistemas-modelo para estudar a regulação hormonal da mobilização de reservas durante a germinação. Estruturas embrionárias especializadas peculiares da família das gramíneas incluem o que segue (ver Figura 18.1): * O cotilédone foi modificado pela evolução para formar um órgão de absorção, o escutelo, o qual forma a interface entre o embrião e o tecido amiláceo do endosperma. * A bainha do escutelo alongou-se para formar o coleóptilo que cobre e protege as primeiras folhas durante sua permanência no solo. 515 Testa N Endosperma VN (principal — | À reserva | RR) — Cotilédones] T |) úmula —— JJ PI | q > AR o D = c = = D = + D e >5>————— Carúncula ——— Mamona Radícula Testa Cotilédone —17, Meristema 14" apical do caule endosperma hipocótilo-raiz Radícula Cebola Estrutura da semente de eudicotiledôneas e monocotiledôneas selecionadas. * A base do hipocótilo alongou-se para formar uma bainha protetora em volta da radícula denominada coleorriza. * Em algumas espécies, como o milho, o hipocótilo superior foi modificado para formar o mesocótilo. Durante o desenvolvimento da plântula, o crescimento do mesocótilo auxilia o aparecimento das folhas na superfície do solo, em especial no caso de sementes localizadas mais profundamente (ver Tópico 18.2 na internet). Dormência da semente Durante a germinação da semente, o embrião desidrata e entra em uma fase quiescente. A germinação da semente requer a reidratação e pode ser definida como a retomada do crescimento do embrião na semente madura. Entretanto, a germinação compõe todos os eventos que acontecem entre o início da embebição da semente seca e a emergência do embrião, em geral a radícula, a

partir das estruturas que o circundam. O término bem-sucedido da germinação depende das mesmas condições ambientais para o crescimento vegetativo (ver Capítulo 19): água e oxigênio devem estar disponíveis, e a temperatura deve ser adequada. Contudo, uma semente viável (viva) pode não germinar mesmo se as condições ambientais forem satisfeitas, um fenômeno denominado dormência da semente. Esse fenômeno consiste em um bloqueio temporal intrínseco ao término da germinação que fornece um período adicional para a dispersão da semente a distâncias geográficas

 maiores, ou para o ciclo de dormência sazonal no banco de sementes no solo (descrito adiante neste capítulo). Ele também maximiza a sobrevivência da plântula pela inibição da germinação sob condições não favoráveis. Sementes maduras em geral têm menos de 0,1 g de água g' massa seca no momento da queda. Como uma consequência da desidratação, o metabolismo cessa e a semente entra em um estado de quiescência ("descanso"). Em alguns casos, a semente torna-se dormente também. Ao contrário de sementes quiescentes, que germinam sob reidratação, sementes dormentes necessitam de tratamentos adicionais ou sinais para a germinação ocorrer. Depois que a dormência foi quebrada, a semente é capaz de germinar sob uma gama de condições permissíveis para um genótipo em particular. Diferentes tipos de dormência da semente podem ser distinguidos com base na época do desenvolvimento em que a dormência inicia. Sementes maduras, recém-dispersas, que não conseguem germinar sob condições normais, exibem dormência primária, em geral induzida pelo ácido abscísico (ABA) durante a maturação da semente. (A regulação da dormência da semente via ABA é discutida mais adiante neste capítulo.) Assim que a dormência primária foi perdida, sementes não dormentes podem adquirir dormência secundária se expostas a condições não favoráveis que inibem a germinação por um período de tempo. Para exemplos de dormência secundária, ver Tópico 18.3 na internet. A dormência pode ser imposta ao embrião pelos tecidos circundantes A dormência da semente pode resultar da dormência do embrião, dos efeitos inibitórios dos tecidos circundantes ao embrião ou de ambos. A dormência fisiológica imposta ao embrião pela casca da semente e por outros tecidos envolventes, como endosperma, pericarpo ou órgãos extraflorais, é conhecida como dormência imposta pela casca. Os embriões de tais sementes germinam prontamente na presença de água e oxigênio assim que a casca da semente e outros tecidos circundantes tenham sido removidos ou danificados. Existem diversos mecanismos pelos quais as cascas das sementes podem impor dormência ao embrião: º Impermeabilidade à água. Esse tipo de dormência imposta pela casca é comum em plantas encontradas em regiões áridas e semiáridas, em especial entre as leguminosas, como trevo (Trifolium spp.) e alfafa (Medicago spp). O exemplo clássico é a semente da flor-de-lótus

(Nelumbo nucifera), que sobreviveu até 1.200 anos por causa da impermeabilidade de sua casca. Cutículas cerosas, camadas suberizadas e camadas em paliçada de esclereídes lignificadas combinam-se para restringir a penetração da água na semente. Esse tipo de dormência pode ser quebrado por escarificação mecânica ou química. No ambiente selvagem, a passagem pelo trato digestório dos animais pode causar escarificação química. º Limitação mecânica. O primeiro sinal visível da germinação em geral é a radícula (raiz embrionária) transpondo suas estruturas circundantes, como o endosperma, se presente, e a casca da semente. Em alguns casos, entretanto, o endosperma com parede espessa pode ser demasiadamente rígido para a raiz penetrar, como em Arabidopsis, tomateiro, cafeeiro e tabaco. Para tais sementes completarem a germinação, as paredes celulares do endosperma devem ser enfraquecidas pela produção de enzimas que as degradam, em especial onde a radícula emerge. º Interferência na troca de gás. A dormência em algumas sementes pode ser superada por atmosferas ricas em oxigênio, sugerindo que a casca da semente e outros tecidos circundantes limitam o suprimento de oxigênio ao embrião. Na mostarda selvagem (Sinapis arvensis), a permeabilidade da casca da semente ao oxigênio é menor do que a permeabilidade à água em um fator de 10*. Em outras sementes, reações oxidativas envolvendo compostos fenólicos na casca da semente podem consumir grandes quantidades de oxigênio, reduzindo a disponibilidade desse gás ao embrião. e Retenção de inibidores. Sementes dormentes com frequência contêm metabólitos secundários, incluindo ácidos fenólicos, taninos e cumarinas, e enxágues repetidos com água em tais sementes com frequência promovem a germinação. A casca pode impor a dormência impedindo a saída de inibidores a partir da semente, ou eles podem se difundir pelo embrião a partir da casca da semente e impedir que ela germine. Os mutantes transparent testa (tt) de Arabidopsis, que contêm quantidades reduzidas de pró-antocianidinas (taninos condensados) na casca da semente, possuem dormência reduzida, mas longevidade reduzida também. A dormência do embrião pode ser causada por fatores fisiológicos ou morfológicos A dormência da semente que é intrínseca ao embrião e não é devida a qualquer influência da casca da semente ou de outros tecidos circundantes é denominada dormência do embrião. Em alguns casos, essa dormência pode ser quebrada pela remoção dos cotilédones.

Espécies em que os cotilédones têm um efeito inibitório incluem a avelã europeia (Corylus avellana) e o freixo europeu (Fraxinus excelsior). As sementes podem não conseguir germinar porque os embriões não atingiram sua maturidade completa. Esses embriões requerem apenas um período adicional para crescer sob condições apropriadas antes que possam emergir da semente. Exemplos familiares de dormência causada por embriões pequenos são a do aipo (Apium graveolens) e da cenoura (Daucus carota) (Figura 18.2). As sementes com embriões não diferenciados em geral são pequenas e incluem as plantas parasíticas orobanques (Orobanche e Phelipanche spp.) e as orquídeas. Sementes não dormentes podem exibir viviparidade e germinação precoce Em algumas espécies estuarinas, a semente madura, além de não possuir dormência, também germina ainda en

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula (A) 12h (B) 18h Figura 18.2 Crescimento do embrião menor que o normal de cenoura durante a embebição das sementes por 12 (A), 18 (B), 30 (C) e 40 horas (D). O pequeno embrião à esquerda, removido da semente para melhor visualização, está embebido em uma cavidade no endosperma formada pela liberação das enzimas de degradação da parede celular. A germinação inicia com a emergência da radícula da semente 2 a 4 dias após a embebição. (De Homrichhausen etal., 2003.) Figura 18.3 Sementes vivíparas do mangue-vermelho (Rhizophora mangle). 517 (C) 30h (D) 40h quanto na planta-mãe, um fenômeno conhecido como viviparidade. A viviparidade verdadeira, germinação de sementes imaturas na planta-mãe, é extremamente rara em angiospermas e é bastante restrita aos mangues e a outras plantas vivendo em ambientes estuarinos ou ripários nos trópicos e subtrópicos. Um exemplo bem conhecido de uma espécie vivípara é o mangue-vermelho ou sapateiro (Rhizophora mangle) (Figura 18.3). As sementes dessas espécies germinam enquanto dentro do fruto e produzem um propágulo semelhante a um dardo que pode cair da árvore e se enraizar na lama circundante. A germinação das sementes maduras fisiologicamente na planta-mãe é conhecida como germinação pré-colheita e é característica de algumas culturas de grãos quando amadurecem sob clima úmido (Figura 18.4A). A brotação na espiga dos cereais (p. ex. trigo, cevada, arroz e sorgo) reduz a qualidade do grão e causa sérias perdas econômicas. No milho, mutantes vivíparos (vp) têm sido selecionados para a germinação dos embriões na espiga enquanto aderidos à planta-mãe, referido como germinação precoce (Figura 18.4B). Muitos desses mutantes são deficientes em ABA (vp2, vp5, vp", vp9 e vp14); um é insensível ao ABA (vp1). A viviparidade nos mutantes deficientes em ABA pode ser parcialmente inibida pelo tratamento exógeno com ABA. A viviparidade no milho também requer a síntese precoce de giberelina (GA) na embriogênese como um sinal positivo; mutantes duplos deficientes em GA não exibem esse fenômeno. Isso demonstra que a razão ABA:GA é o que regula a germinação, e não a quantidade de ABA. A razão ABA:GA é o primeiro determinante da dormência da semente Há muito tempo se sabe que o ABA exerce um efeito inibitório sobre a germinação da semente,

enquanto a giberelina exerce uma influência positiva. De acordo com a teoria do balanço dos hormônios, a razão desses dois hormônios serve como um determinante primário da dormência e da germinação da semente. As atividades hormonais relativas de ABA e GA na semente dependem de dois fatores principais: das quantidades de cada hormônio presente

518 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 18.4 (A) Germinação pré-colheita na espiga de trigo (Triticum aestivum). (B) Germinação precoce no mutante vivipary14 (vp14) deficiente em ABA no milho. A proteína VP14 catalisa a clivagem dos 9-cis-epoxicarotenoides para formar xantoxina, um precursor do ABA. (A de Li et al., 2009; B cortesia de Bao Cai Tan e Don McCarty.) nos tecidos-alvo e da capacidade dos tecidos-alvo para detectar e responder a cada hormônio. A sensibilidade hormonal, por sua vez, é uma função das rotas de sinalização nos tecidos-alvo. As quantidades dos dois hormônios são reguladas por suas taxas de síntese versus sua desativação (ver Capítulo 15). Para o ABA, a reação envolvendo NCED, a enzima que cliva 9-cis xantofila em xantoxina, parece ser a etapa limitante em sua rota de biossíntese. A desativação do ABA é conduzida principalmente pela ABA-8"-hidroxilase, CYPY7O7AL. A etapa limitante na rota de biossíntese da GA é a reação final que dá origem à forma ativa do hormônio (GA, em GA, em Arabidopsis; GA,, em GA, na alface), catalisado pela enzima GA 3-oxidase (GA30x). A principal enzima que desativa a GA é a GA 2-oxidase (GA20x), que regula negativamente a germinação pela redução do conteúdo de GA da semente. O equilíbrio entre as duas rotas de biossíntese e desativação é regulado ao nível genético pela ação de fatores de transcrição. A promoção da germinação pela GA requer a destruição da família de proteínas DELLA que reprimem a germinação, em parte pelo aumento da expressão de proteínas que promovem a biossíntese de ABA. O aumento de ABA, então, promove a expressão dos fatores de transIndução da dormência | o | é Síntese de ABA (NCED) Degradação de GA (GA20x) Figura 18.5 Modelo para regulação por ABA e giberelina (GA) da dormência e da germinação em resposta aos fatores ambientais. Fatores ambientais como a temperatura afetam as razões ABA:GA e a resposta do embrião a ABA e GA. Na dormência, a GA é catabolizada, e a síntese e a sinalização por ABA predominam. Na transição para germinação, ABA é catabolizado, e a síntese e a sinalização por GA predominam. A interação complexa entre a síntese, a degradação e a sensibilidade ao ABA e à GA em resposta às condições ambientais pode resultar na ciclização entre estados dormentes e não dormentes (ciclização da dormência). A germinação pode continuar para a conclusão quando há uma sobreposição entre condições ambientais favoráveis e não

dormentes. Genes-alvo essenciais para ABA e GA estão entre parênteses. (De Finch-Savage e Leubner-Metzger, 2006.) so ca é Sinalização E ABA (ABRES) J ã Dormente ' Ciclando Não dormente ———» Germinação > > (A) crição regulados por fosfatases da classe de proteínas ABI (ver Capítulo 15) e a inibição das proteínas DELLA (discutido mais adiante neste capítulo), criando um feedback positivo. De acordo com um modelo recente, o equilíbrio das atividades de ABA e GA nas sementes está sob controle ambiental e do desenvolvimento (Figura 18.5). Durante os primeiros estágios do desenvolvimento da semente, a sensibilidade ao ABA é alta e a sensibilidade à GA é baixa, o que favorece a dormência sobre a germinação. Mais tarde no desenvolvimento da semente, a sensibilidade ao ABA declina e a sensibilidade à GA aumenta, favorecendo a germinação. Ao mesmo tempo, a semente torna-se progressivamente mais sensível aos estímulos ambientais, como temperatura e luz, que podem tanto estimular quanto inibir a germinação. Condição ambiental (p. ex., temperatura ' ou luz) Quebra da dormência >Percepção Síntese de GA (GA30x) Degradação de ii (CYP707A2) Sensibilidade ao ABA Integração Sensibilidade à GA e por GA Sensibilidade da semente Ls >Resposta à germinação no ambiente Condição ambiental

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Entretanto, ABA e giberelina são, sem dúvida, os únicos hormônios que regulam a dormência da semente. Etileno e brassinosteroides reduzem a capacidade do ABA de inibir a germinação, aparentemente pela rota de sinalização de transdução de ABA. O ABA também inibe a biossíntese de etileno, enquanto os brassinosteroides a aumentam. Por isso, as redes hormonais provavelmente estão envolvidas na regulação da dormência da semente, assim como na regulação de muitos fenômenos do desenvolvimento. Liberação da dormência A quebra da dormência envolve uma mudança de estado metabólico na semente que permite ao embrião reiniciar o crescimento. Como a germinação é um processo irreversível que ocasiona que a semente cresça em uma plântula, muitas espécies desenvolveram mecanismos sofisticados para perceber as melhores condições para que isso ocorra. Em geral, há componentes sazonais para a "decisão" final de uma semente de germinar, como nos exemplos de dormência secundária observados anteriormente neste capítulo. Nesta seção, são discutidos alguns dos estímulos ambientais que efetuam a liberação da dormência. Embora cada sinal externo seja discutido em separado, as sementes na natureza necessitam integrar suas respostas com múltiplos fatores ambientais percebidos simultaneamente ou em sucessão. Como a razão ABA:GA exerce um papel decisivo na manutenção da dormência da semente, acredita-se que as condições ambientais que quebram a dormência fundamentalmente operam no nível das redes genéticas que afetam o equilíbrio entre as respostas ao ABA e à GA. Essa hipótese é coerente com o fato de que o tratamento de sementes com GA em geral pode substituir um sinal positivo na quebra da dormência. A luz é um sinal importante que quebra a dormência nas sementes pequenas Muitas sementes têm uma necessidade de luz para a germinação (denominada fotoblastia) que pode envolver uma exposição breve, como no caso do cultivar de alface (Lactuca sativa) "Grand Rapids", um tratamento intermitente (p. ex, suculentas do gênero Kalanchoé), ou mesmo fotoperíodos específicos envolvendo dias longos e curtos. Por exemplo, sementes de bétula (Betula spp.) necessitam de dias longos para germinar, enquanto sementes da conífera cicuta oriental (Tsuga canadensis) requerem dias curtos. O fitocromo, que percebe comprimentos de onda do vermelho (R) e vermelho-distante (FR) (ver Capítulo 16), é

o sensor primário para a germinação regulada por luz. Todas as sementes que necessitam de luz exibem dormência imposta pela casca, e a remoção dos tecidos mais externos — especificamente o endosperma — permite ao embrião germinar na ausência de luz. O efeito que a luz tem no embrião permite à radícula (raiz embrionária) penetrar o endosperma, um processo facilitado em algumas espécies 519 pelo enfraquecimento enzimático das paredes celulares na região micropilar, próxima à radícula. A luz é requerida pelas sementes pequenas de várias espécies herbáceas e campestres, muitas das quais permanecem dormentes se estão enterradas abaixo de uma profundidade na qual a luz penetra. Mesmo quando tais sementes estão na superfície do solo ou próximas a ela, a quantidade de sombra do dossel da vegetação (i.e. a razão R:FR que a semente recebe) provavelmente afeta a germinação. Mais adiante no capítulo, são vistos os efeitos da razão R:FR em relação ao fenômeno de evitamento da sombra. Algumas sementes requerem ou resfriamento ou pós-maturação para quebrar a dormência Muitas sementes necessitam de um período de temperaturas baixas (0-10ºC) para germinar. Em espécies de zonas temperadas, essa demanda tem um valor óbvio para sua sobrevivência, pois tais sementes não germinarão no outono, mas na primavera subsequente. Resfriar as sementes para quebrar sua dormência é referido como estratificação, nome dado à prática agrícola de hibernar sementes dormentes em montes estratificados de solo ou areia úmida. Hoje, as sementes são simplesmente estocadas úmidas em um refrigerador. A estratificação adicionou o benefício de sincronizar a germinação, assegurando que as plantas amadurecerão ao mesmo tempo. A Figura 18.6A demonstra o efeito do resfriamento sobre a germinação da semente. Sementes intactas necessitam de 80 dias de resfriamento para um máximo de germinação; ao contrário, embriões isolados atingem isso em cerca de 50 dias. Por isso, a presença da casca da semente e do endosperma aumenta a necessidade de resfriamento do embrião em cerca de 30 dias. Algumas sementes necessitam de um período pós-maturação, ou seja, uma estocagem seca à temperatura ambiente, antes que possam germinar. A duração da necessidade da pós-maturação deve ser curta como algumas semanas (p. ex. cevada, Hordeum vulgare) ou longa como cinco anos (p. ex. labaça-crespa, Rumex crispus). No campo, a pós-maturação deve ocorrer nas plantas de inverno em que a dormência é quebrada pelas altas

temperaturas de verão, permitindo às sementes germinarem no outono. Ao contrário, o resfriamento úmido durante os meses frios do inverno é eficaz em muitas plantas de verão. A pós-maturação em culturas hortícolas e agrícolas em geral é realizada em fornos especiais para secagem que mantêm a temperatura e a aeração apropriadas e fornecem condições de baixa umidade. O efeito da duração da pós-maturação sobre a germinação das sementes de Nicotiana plumbaginifolia é mostrado na Figura 18.6B. Sementes pós-maturadas por somente 14 dias iniciaram a germinação depois de cerca de 10 dias de umedecimento, enquanto a pós-maturação de sementes por 10 meses iniciou a germinação depois de 3 dias apenas. O mecanismo pelo qual a pós-maturação efetua a liberação da dormência é pouco compreendido. As sementes são consideradas "secas" quando seu conteúdo de água

Estratificação (A) 100 E 8r o a 60 p Embrião Semente E 49 isolado E S 20 0 I | 10 20 30 40 50 60 70 80 Dias a 5ºC Pós-maturação (B) 100 E 80h 8, 60 ê ao É 14 dias E 8 200 ê I I I | 0 3 6 9 12 15 18 21 Dias após a semeadura Figura 18.6 A dormência da semente pode ser superada pela estratificação ou pós-maturação. (A) Liberação de sementes de maçã pela estratificação ou pelo resfriamento úmido. Sementes embebidas foram estocadas a 5ºC e removidas periodicamente para testar as sementes ou os embriões isolados para germinação. A germinação de sementes intactas atrasou significativamente em comparação com aquela dos embriões isolados. (B) Efeito da pós-maturação (estocagem seca à temperatura ambiente) sobre a germinação das sementes de Nicotiana plumbaginifolia. A pós-maturação por 10 meses ou mais acelerou bastante a germinação, comparada com a pós-maturação por somente 14 dias. (A de Visser, 1956; B de Grappin et al., 2000.) cai para menos de 20%. Em muitas espécies, o ABA diminui durante a pós-maturação, e mesmo um pequeno declínio deve ser o suficiente para quebrar a dormência. Por exemplo, em sementes de N. plumbaginifolia, o conteúdo de ABA decresce em cerca de 40% durante a pós-maturação. Entretanto, se as sementes tornam-se muito secas (5% de água ou menos), o efeito da pós-maturação é diminuído. A dormência da semente pode ser quebrada por vários compostos químicos Numerosas moléculas, como inibidores respiratórios, compostos sulfídricos, oxidantes e compostos nitrogenados, têm sido relatadas por quebrar a dormência em determinadas espécies. Entretanto, somente algumas delas ocorrem naturalmente no ambiente. Dessas moléculas, o nitrato, com frequência em combinação com a luz, provavelmente é a mais importante. Algumas plantas, como a erva-rinchão (Sysymbrium officinale), têm uma necessidade absoluta de nitrato e luz para a germinação da semente. Outro agente químico que pode quebrar a dormência é o óxido nítrico (NO), uma molécula sinalizadora encontrada em animais e plantas (ver Capítulos 23 e 24). Mutantes de Arabidopsis incapazes de sintetizar NO exibem germinação reduzida, e o efeito pode ser revertido pelo tratamento das sementes com NO exógeno. Outro forte estimulante químico da germinação da semente em muitas espécies sob condições naturais é a fumaça, que é produzida durante as queimadas das florestas. Provavelmente,

a fumaça contém múltiplos estimulantes da germinação, porém um dos mais ativos é a carriquinolida, um membro da classe das carriquinas, que se assemelha estruturalmente à estrigolactona (ver Capítulos 15 e 17). Nos três exemplos, os estimulantes químicos parecem quebrar a dormência pelo mesmo mecanismo básico: regulando para baixo a síntese ou a sinalização por ABA, e regulando para cima a síntese ou a sinalização por GA, alterando, portanto, a razão ABA:GA. Germinação da semente Germinação é o processo que inicia com a absorção de água pela semente seca e termina com a emergência do eixo embrionário, em geral a radícula, transpondo seus tecidos circundantes. Estritamente falando, a germinação não inclui o crescimento da plântula depois da emergência da radícula, que é referido como estabelecimento da plântula. De modo similar, a rápida mobilização das reservas que estimula o crescimento inicial da plântula é considerada um processo pós-germinação. A germinação requer quantidades adequadas de água, temperatura, oxigênio e com frequência luz e nitrato. Desses, a água é o fator mais essencial. O conteúdo de água de sementes secas e maduras está entre 5 e 15%, bem abaixo do limiar necessário para o metabolismo completamente ativo. Além disso, a absorção de água é necessária para gerar a pressão de turgor que potencializa a expansão celular, a base do crescimento e do desenvolvimento vegetativo. Como foi discutido no Capítulo 3, a absorção de água é direcionada pelo gradiente de potencial hídrico (7) do solo para a semente. Por exemplo, a incubação de sementes de tomate em um potencial hídrico ambiental alto (7 = 0 MPa) permite 100% de germinação, ao passo que a incubação em um potencial hídrico ambiental baixo (7 = —1,0 MPa), que anula o gradiente de potencial hídrico, suprime completamente a germinação (Figura 18.7). A germinação pode ser dividida em três fases correspondentes às fases de absorção da água Sob condições normais, a absorção de água pela semente é trifásica (Figura 18.8): º Fase 1. As sementes secas absorvem água rapidamente pelo processo de embebição. e Fase II. A absorção de água pela embebição declina e os processos metabólicos, incluindo a transcrição e a tradução, são reiniciados. O embrião expande, e a radícula emerge da casca da semente. e Fase III. A absorção de água reinicia devido a um decréscimo no !” à medida que a plântula cresce, e as reservas de nutrientes das sementes são completamente mobilizadas.

Figura 18.7 Curso do processo da germinação de sementes do tomate em diferentes potenciais hídricos ambientais. (De G. Leubner [http:/Avww.seedbiology.de], utilizando dados de Liptay e Schopfer, 1983.) Figura 18.8 Fases da embebição das sementes. Na fase |, as sementes secas embebem ou absorvem água rapidamente. Já que a água flui do potencial hídrico mais alto para o mais baixo, a absorção de água cessa quando a diferença no potencial hídrico entre a semente e o ambiente se torna zero. Durante a fase Il, as células expandem-se e a radícula emerge da semente. A atividade metabólica aumenta e ocorre o afrouxamento da parede celular. Na fase Ill, a absorção de água reinicia à medida que a plântula se estabelece. (De Nonogaki et al., 2010.) Germinação (%) Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 100 521 Conteúdo de água da semente e da plântula (Mobilização de reservas (oligossacarídeos, quebra muito limitada de polímeros no embrião) Transcrição e tradução de novos mRNAs Tradução ou degradação Bipolar do mRNA estocado Síntese de DNA Reparo de DNA Respiração, reparo mitocondrial e multiplicação | | |Potencial hídrico A ambiente, 'Y IR e OMPa e 0,1 MPa | | e -o2MpPa e -0,3 MPa | | o -04MPa e -0,5 MPa e -0,6 MPa e -0,7 MPa e -0,8 MPa E e -1,0 MPa l 1 l l I l l l] 0 12 24 36 48 60 72 84 96 108 Tempo (h) Germinação Pós-germinação Fase | Fase II Fase III Crescimento da plântula Mobilização de reservas a nos tecidos-estoque Emergência da radícula devido à expansão celular — Principal mobilização de reservas Tempo

 A absorção inicial rápida de água pela semente seca durante a fase I é referida como embebição, para distinguir da absorção de água durante a fase III. Embora o gradiente de potencial hídrico impulsione a absorção de água em ambos os casos, as causas dos gradientes são diferentes. Na semente seca, o potencial matricial (7,) componente da equação do potencial hídrico baixa o Ye cria o gradiente. O potencial matricial surge da ligação da água a superfícies sólidas, como os microcapilares das paredes celulares e superfícies de proteínas e outras macromoléculas (ver Capítulo 3). A reidratação das macromoléculas celulares ativa os processos metabólicos basais, incluindo a respiração, a transcrição e a tradução. A embebição cessa quando todos os sítios de ligação potenciais da água se tornarem saturado, eo E torna-se menos negativo. Durante a fase II, a taxa de absorção de água diminui até que o gradiente de potencial hídrico seja restabelecido. A fase II pode, assim, ser imaginada como uma fase preparatória que precede o crescimento, durante a qual o potencial do soluto (7) do embrião torna-se gradualmente mais negativo devido à queda das reservas estocadas e à liberação de solutos ativos osmoticamente. O volume da semente pode aumentar, rompendo sua casca. Ao mesmo tempo, funções metabólicas adicionais iniciam, como a reestruturação do citoesqueleto e a ativação de mecanismos de reparo do DNA. A emergência da radícula através da casca da semente na fase II marca o final do processo de germinação. Essa emergência pode ser um processo de etapa única em que a radícula emerge imediatamente depois que a casca da semente (testa) é rompida, ou pode envolver duas etapas, em que o endosperma deve primeiro sofrer um amolecimento antes que a radícula possa emergir (ver Tópico 18.4 na internet). Durante da fase III, a taxa de absorção de água aumenta rapidamente devido ao início do afrouxamento da parede celular e à expansão celular. Portanto, o gradiente de potencial hídrico nos embriões da fase III é mantido pelo relaxamento da parede celular e pelo acúmulo de solutos (ver Capítulo 14). Mobilização das reservas armazenadas As principais reservas de nutrientes das sementes das angiospermas em geral são armazenadas nos cotilédones e no endosperma. A mobilização massiva de reservas que ocorre após a germinação fornece nutrientes para a plântula em crescimento até que ela se torne

autotrófica. Carboidratos (amido), proteínas e lipídeos são armazenados em organelas especializadas dentro desses tecidos. Em nível subcelular, o amido é armazenado em amiloplastos no endoesperma de cereais. As duas enzimas responsáveis pela degradação inicial do amido são a a e a B-amilase. A a-amilase (da qual há diversas isoformas) hidrolisa cadeias de amido internamente para produzir oligossacarídeos consistindo em resíduos de glicose com ligações a-(1 — 4). A B-amilase degrada esses oligossacarídeos a partir de suas regiões terminais para produzir maltose, um dissacarídeo. A maltase, então, converte a maltose em glicose. A regulação hormonal dessas enzimas é descrita em mais detalhe na seção seguinte. As paredes celulares espessas do tecido endospérmico em algumas sementes fornecem outra fonte de carboidratos para a plântula em crescimento durante a mobilização. Os vacúolos de reserva de proteínas são as fontes primárias de aminoácidos para uma nova síntese de proteínas na plântula. Além disso, eles contêm fitina, sais de K*, Mg? e Ca? do ácido fítico (mio-inositol-hexafosfato), uma forma principal de estoque de fosfato em sementes. Durante a mobilização de reservas nas sementes, a enzima fitase hidrolisa a fitina, liberando fosfato e outros íons para utilização pela plântula em crescimento. Os lipídeos são uma fonte de carbono de alta energia que é estocada em óleos ou em corpos lipídicos. Corpos lipídicos de sementes de canola, mostarda, algodão, linho, milho, amendoim e sésamo contêm lipídeos, como triacilgliceróis e fosfolipídeos, e proteínas, como oleosinas (ver Capítulo 1). O catabolismo de lipídeos durante a germinação da semente foi discutido no Capítulo 12. A camada de aleurona dos cereais é um tecido digestivo especializado circundando o endosperma amiláceo Os grãos dos cereais contêm três partes: o embrião, o endosperma e a fusão testa-pericarpo (Figura 18.9). O embrião, que crescerá em uma nova plântula, tem um órgão de absorção especializado, o escutelo. O endosperma triploide é composto de dois tecidos: o endosperma amiláceo centralmente localizado e a camada de aleurona. O endosperma não vivo consiste em células com paredes celulares finas preenchidas com grão de amido. Células vivas da camada de aleurona, que circundam o endosperma, sintetizam e liberam enzimas hidrolíticas no endosperma durante a germinação. Como consequência, as reservas de nutrientes do endosperma são decompostas, e os açúcares solubilizados, aminoácidos e outros produtos são transportados para

o embrião em crescimento via escutelo. A camada isolada de aleurona, consistindo em uma população homogênea de células responsivas à GA, tem sido amplamente utilizada para estudar a rota de transdução de sinal por GA na ausência de tipos celulares não responsivos. Experimentos realizados na década de 1960 confirmaram observações anteriores de que a secreção de enzimas que degradam amido pelas camadas de aleurona de cevada depende da presença do embrião. Assim, rapidamente foi descoberto que GA, poderia substituir o embrião no estímulo da degradação do amido. O significado do efeito da GA tornou-se claro quando se demonstrou que o embrião sintetiza e libera GAs no endosperma durante a germinação. Embora as camadas de aleurona respondam à GA, estudos genéticos demonstram que GA, é a única GA bioativa produzida pelos cereais.

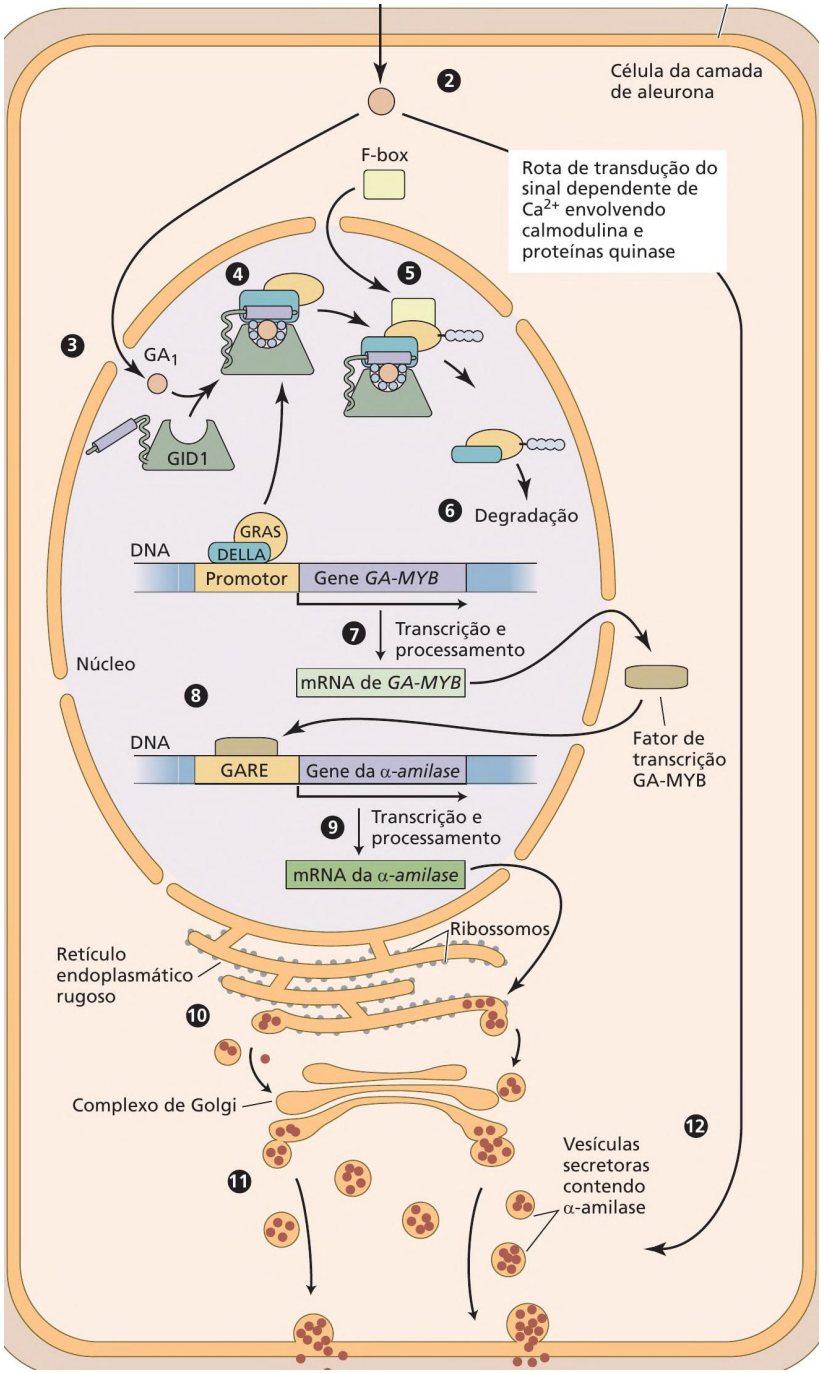
(A) Primeira folha Meristema apical do caule 1. As GAs são sintetizadas pelo embrião e liberadas no endosperma amiláceo. 5. Os solutos do endosperma são absorvidos pelo escutelo e transportados para o embrião Escutelo Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 2. As GAs : difundem-se Pericarportésia Coleóptil oleóptilo.. À pes camada Camada de aleurona e aleurona. Endosperma amiláceo Células do aleurona 3. As células da camada de aleurona são induzidas a sintetizar e secretar a-amilase e outras hidrolases no endosperma. 4. Amido e outras macromoléculas são decompostos em pequenas moléculas. 523 em crescimento. (9) (D) Figura 18.9 Estrutura de um grão de cevada e funções de vários tecidos durante a germinação. (A) Diagrama das interações do início da germinação. (B-D) Micrografias da camada de aleurona de cevada (B) e protoplastos da aleurona de cevada em um estágio precoce (C) e tardio (D) de produção de amilase. Várias vesículas de estoque de proteínas (VEPs) em (C) coalescem para formar uma grande vesícula em (D), que disponibilizará aminoácidos para a síntese de a-amilase. G, fitina globoide que sequestra minerais; N, núcleo. (B-D de Bethke et al., 1997, cortesia de P. Bethke.) A GA aumenta a transcrição do mRNA da q-amilase Mesmo antes que as abordagens de biologia molecular fossem desenvolvidas, já havia evidências fisiológicas e bioquímicas de que a GA aumentava a produção da a-amilase ao nível da transcrição gênica. As duas linhas principais de evidência eram: * A produção de a-amilase estimulada por GA, foi bloqueada por inibidores da transcrição e da tradução. * Os estudos com isótopos marcados demonstraram que o estímulo da atividade da a-amilase por GAs bioativas envolveu a síntese de novo da enzima a partir dos aminoácidos, em vez da ativação de enzimas preexistentes. Os grãos dos cereais podem ser cortados em dois, e "metade da semente" que não contém o embrião (a fonte de GA bioativa no grão intacto) representa um sistema experimental conveniente para o estudo da ação da GA. Estudos de microarranjos confirmaram a regulação para cima (up-regulation) de genes codificando muitas isoformas de a-amilase nas metades de sementes de arroz que foram tratadas por 8 horas com GAs. Nessas metades de sementes, as únicas células vivas — e as únicas células em que a sinalização por GA ocorre — estão na camada de aleurona. De todos os genes da análise por microarranjo, aqueles codificando isoformas

de a-amilase mostram o nível mais alto de aumento de expressão após o tratamento com GA, seguido de perto por proteases e hidrolases. O receptor de GA, GID1, promove a degradação de reguladores negativos da resposta à giberelina Como discutido no Capítulo 15, o receptor de giberelina GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF 1 (GID1) passa por uma mudança conformacional quando se liga à GA, a qual promove a ligação de proteínas repressoras DELLA. As proteínas DELLA também passam por uma mudança conformacional, facilitando a interação com a E3 ubiquitina ligase SCFS? Como resultado, a ligação do receptor

524 Unidade ll Crescimento e Desenvolvimento 100 + w T mRNA de o-amilase o) w Níveis relativos de transcrição (Sul S T I I] 0 3 6 12 18 24 Horas após a exposição à giberelina de GA GIDI às proteínas repressoras DELLA desencadeia a ubiquitinação e a subsequente degradação pelo proteassomo 2658, o qual permite o prosseguimento da resposta à GA (ver Figuras 15.33 e 15.34). As camadas de aleurona dos mutantes gid1 de arroz com um defeito no receptor de GA são incapazes de sintetizar a-amilase, envolvendo de modo claro o receptor solúvel de giberelina GID1 nessa clássica resposta à GA. Outra evidência obtida antes da caracterização do GIDI sugeriu que a giberelina também pode se ligar a uma proteína na membrana plasmática das células da aleurona. A evidência de mais de um receptor foi obtida para auxina e ABA (ver Capítulo 15). Considerando a grande diversidade na resposta à GA, a existência de receptores múltiplos não deve ser tão surpreendente, embora no momento não haja evidência definitiva da identificação de receptores de GA ligados à membrana plasmática. Dentro das células da aleurona existem rotas de sinalização de GA Ca?*-independente e Ca?”*-dependente. A primeira leva à produção de a-amilase, enquanto a última regula sua secreção. GA-MYB é um regulador positivo da transcrição da a-amilase A sequência do elemento de resposta ao ácido giberélico (GARE, gibberellic acid response element) no promotor do gene da a-amilase (TAACAAA) é semelhante à sequência de DNA à qual as proteínas MYB se ligam. As proteínas MYB são uma classe de fatores de transcrição em todos os eucariotos incluindo as plantas. Na cevada, no arroz e em Arabidopsis, um conjunto de MYBs tem relação com a sinalização por GA. Na cevada, um membro dessa família, GA-MYB, tem relação com a sinalização por GA. A evidência de que GA-MYB ativa a expressão gênica de a-amilase (i.e, que GA-MYB é um regulador positivo da a-amilase) inclui o seguinte: e A síntese do mRNA de GA-MYB começa a aumentar já em 1 hora após o tratamento com GA, precedendo o aumento no mRNA da a-amilase por muitas horas (Figura 18.10). * Uma mutação no GARE que inibe a ligação de MYB também inibe a expressão de a-amilase. * Na ausência de GA, a expressão constitutiva de GA-MYB pode induzir as mesmas respostas que a GA Figura 18.10 Curso do processo para a indução dos mRNAs de GA-MYB e a-amilase por GA,. A produção do mRNA de GA-MYB precede aquela do mRNA da a-amilase em cerca de 3

horas. Esses e outros resultados indicam que GA-MYB é um gene de resposta precoce à GA que regula a transcrição do gene da a-amilase. Na ausência da GA, os níveis dos mRNAs de GA-MYB e de a-amilase são negligenciáveis. (De Gubler et al., 1995.) induz nas células da aleurona, demonstrando que GA-MYB é necessário e suficiente para o aumento da expressão da a-amilase. A cicloheximida, um inibidor da tradução, não tem efeito na produção do mRNA de GA-MYB, indicando que a síntese de proteínas não é necessária para a expressão de GA-MYºB, o qual pode, então, ser definido como um gene de resposta primária ou precoce. Por outro lado, experimentos similares demonstram que o gene da a-amilase é um gene de resposta secundária ou tardia. Proteínas repressoras DELLA são rapidamente degradadas Reunindo-se a informação para o sistema da aleurona de cereais (Figura 18.11), pode-se lançar a hipótese de que a ligação da GA bioativa ao GID1 leva à degradação da proteína DELLA. Como uma consequência da degradação da DELLA, e via algumas etapas intermediárias que ainda não foram definidas, a expressão de GA-MYB é regulada para cima. Por fim, a proteína GA-MYB liga-se a um GARE altamente conservado no promotor do gene da a-amilase, ativando sua transcrição. A a-amilase é secretada das células da aleurona por uma rota que requer a acumulação de Ca*". A degradação do amido ocorre nas células do endosperma amiláceo pela ação de a-amilases e outras hidrolases, e os açúcares resultantes são exportados para o embrião em crescimento. Alguns desses genes codificando outras enzimas hidrolíticas cuja síntese é promovida pela GA também têm motivos de ligação a GA-MYB em seus promotores, indicando que essa é uma rota comum para as respostas da GA nas camadas de aleurona. ABA inibe a produção de enzima induzida por GA Além do antagonismo ABA-GA afetando a dormência da semente, o ABA inibe a síntese de enzimas hidrolíticas induzida por GA que são essenciais para a decomposição das reservas armazenadas nas plântulas em crescimento (ver Figura 18.9). O ABA inibe a síntese de a-amilase deFigura 18.11 Modelo composto para a indução da síntese de a-amilase nas camadas de aleurona em cevada pela GA. Uma rota independente de Ca?* induz a transcrição do gene da a-amilase; uma rota independente de cálcio está envolvida na secreção de a-amilase.

1. GA, do embrião entra em uma célula da aleurona. 2. Uma vez dentro da célula, GA, pode iniciar uma rota dependente de cálcio-calmodulina necessária para a secreção de a-amilase. 3. GA; liga-se ao GID1 no núcleo. 4. Após a ligação à GA, O receptor GID1 passa por uma mudança alostérica que facilita sua ligação a um repressor DELLA. 5. Uma vez que a proteína DELLA tenha se ligado ao complexo GA,-GID, uma proteína F-box (parte de um complexo SCF) poliubiquitina o domínio GRAS da proteína DELLA. 6. A proteína DELLA poliubiquitinada é degradada pelo proteassomo 265. 7. Uma vez que a proteína DELLA é degradada, a transcrição de um gene precoce é ativada. (GA-MYB é mostrado neste modelo como um gene precoce, embora haja evidência de que a regulação da transcrição de outros genes precoces deva ocorrer primeiro.) O mRNA de GA-MYB é traduzido no citosol. 8. O fator de transcrição GA-MYB recém-sintetizado entra no núcleo e liga-se nos promotores da a-amilase e de genes codificadores de outras enzimas hidrolíticas. 9. A transcrição desses genes é ativada. 10. A a-amilase e outras hidrolases são sintetizadas no RE rugoso, processadas e empacotadas em vesículas de secreção pelo complexo de Golgi. 11. As proteínas são secretadas por exocitose. 12. A rota secretora requer estimulação do GA da rota dependente de cálcio-calmodulina. Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Membrana plasmática [1] O sa Célula da camada de aleurona Rota de transdução do sinal dependente de Ca?* envolvendo calmodulina e proteínas quinase Y (6) Degradação Gene GA-MYB E il. Transcrição e processamento Núcleo 8) mRNA = = = GA-MYB pe ANN de transcrição GA-MYB QE temente da a-amilase (9) Rd e processamento Ribossomos, Retículo endoplasmático do rugoso (10) Ras Complexo de Golgi “Es Vesículas secretoras 11) contendo o-amilase º,ºo i 8e o º *— qamilase o .º so Degradação de amido no endosperma 525


Célula da camada de aleurona
2
F-box
Rota de transdução do sinal dependente de Ca^{2+} envolvendo calmodulina e proteínas quinase
4
5
3
GA_1
GID1
6 Degradação
GRAS
DELLA
DNA
Promotor
Gene *GA-MYB*
7 Transcrição e processamento
Núcleo
mRNA de *GA-MYB*
8
Fator de transcrição GA-MYB
DNA
GARE
Gene da α-*amilase*
9 Transcrição e processamento
mRNA da α-*amilase*
Ribossomos
Retículo endoplasmático rugoso
10
Complexo de Golgi
12
Vesículas secretoras contendo α-amilase
11

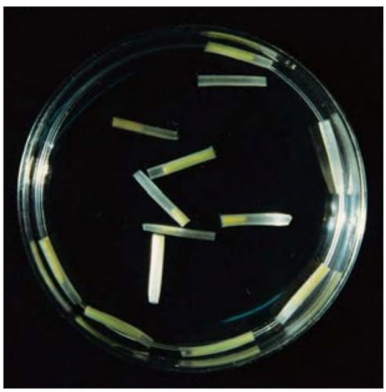
pendente de GA pela inibição da transcrição do mRNA de a-amilase por dois mecanismos, um direto e outro indireto: 1. Uma proteína originalmente identificada como ativadora da expressão gênica induzida por ABA, VP1, age como um repressor transcricional de alguns genes regulados pela GA. 2. O ABA reprime a expressão de GA-MYB (induzida pela GA), um fator transcricional que medeia a indução pela GA da expressão gênica da a-amilase. Crescimento e estabelecimento da plântula O estabelecimento da plântula é crucial para a sobrevivência da planta e crescimento e desenvolvimento subsequentes. Esta transição entre a germinação (emergência) e o crescimento independente da semente é crucial, já que as plântulas são altamente suscetíveis a fatores bióticos e abióticos durante esse estágio. Por exemplo, cerca de 10 a 55% das plântulas de milho e 48 a 70% das plântulas de soja não superam esse estágio no campo. O estabelecimento da plântula tem sido variavelmente definido como: * O período entre a emergência da radícula e a exaustão das reservas da semente (fisiológico) * O aparecimento da primeira folha (agronômico) º O estágio no qual as condições ambientais começam a exercer uma pressão seletiva sobre a sobrevivência da plântula (ecológico) * O ponto no quala plântula é capaz de um crescimento autossustentável (desenvolvimento) Amplamente definido, o estabelecimento da plântula é o momento em que ela se torna competente para fotossintetizar, assimilar água e nutrientes do solo, passar pela diferenciação celular e dos tecidos e maturação normais e responder apropriadamente aos estímulos ambientais. O tamanho da semente é um fator importante no estabelecimento da plântula porque sementes maiores têm mais reserva de nutrientes, permitindo mais tempo para o desenvolvimento da plântula. As plântulas de angiospermas enquadram-se em duas classes principais com respeito ao destino de seus cotilédones durante o crescimento do caule. As plântulas que erguem seus cotilédones acima da superfície do solo são ditas epígeas, enquanto aquelas cujos cotilédones permanecem no solo são denominadas hipógeas (ver Tópico 18.2 na internet para exemplos). A auxina promove o crescimento nos caules e coleóptilos, enquanto inibe o crescimento nas raízes A auxina sintetizada no ápice caulinar é transportada em direção aos tecidos abaixo do ápice. O suprimento regular de auxina que chega à região subapical do caule ou coleóptilo é necessário

para o alongamento contínuo dessas células. Visto que o nível de auxina endógena na região de alongamento de uma planta normal e saudável está próximo do ideal para o crescimento, borrifar a planta com auxina endógena causa somente um modesto e curto estímulo ao crescimento. Tal procedimento deve até mesmo ser inibitório no caso de plântulas cultivadas no escuro, as quais são mais sensíveis a concentrações supraideais de auxina do que as plantas cultivadas na luz. Entretanto, quando a fonte endógena de auxina é removida por excisão do caule ou secções do coleóptilo contendo a zona de alongamento, a taxa de crescimento cai rapidamente a um nível basal. Tais secções excisadas com frequência respondem à auxina exógena aumentando rapidamente sua taxa de crescimento de volta para o nível da planta intacta (Figura 18.12). O controle do alongamento da raiz tem sido mais difícil de demonstrar, talvez porque a auxina induz a produção de etileno, o qual inibe o crescimento da raiz. Esses dois hormônios interagem diferencialmente no tecido da raiz para controlar o crescimento. Entretanto, mesmo se a biossíntese do etileno é especificamente bloqueada, baixas concentrações (10º a 10? M) de auxina promovem o crescimento das raízes intactas, ao passo que concentrações mais altas (10º M) inibem o crescimento. Por isso, enquanto as raízes podem necessitar de uma concentração mínima de auxina para crescer, o crescimento desses órgãos é fortemente inibido pelas concentrações de auxina que promovem o alongamento nos caules e nos coleóptilos. Os tecidos externos dos caules das eudicotiledôneas são os alvos da ação das auxinas Os caules das eudicotiledôneas são compostos de muitos tipos de tecidos e células, alguns dos quais devem limitar a taxa de crescimento. Essa questão é ilustrada por um experimento simples. Quando secções de regiões em crescimento de um caule estiolado de uma eudicotiledônea, como ervilha, são divididas longitudinalmente e incubadas em tampão isoladamente, as duas metades curvam-se para fora. Esse resultado indica que, na ausência da auxina, os tecidos centrais — incluindo a medula, os tecidos vasculares e o córtex interno — alongam-se mais rapidamente do que os tecidos mais externos, os quais consistem no córtex externo e na epiderme. Por isso, os tecidos externos devem estar limitando a taxa de alongamento do caule na ausência de auxina (ver Figura 18.12). Quando secções similares são incubadas em tampão mais auxina, as duas metades pendem para dentro, devido ao

alongamento, induzido por auxina, dos tecidos externos do caule. Para alcançar os tecidos externos das regiões de alongamento dos caules e de estruturas semelhantes ao caule, a auxina derivada do ápice caulinar deve ser deslocada lateralmente da corrente de transporte polar nas células do parênquima vascular para os tecidos caulinares externos.

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Figura 18.12 A auxina estimu- (A) la o alongamento de secções do coleóptilo de aveia que tiveram a auxina endógena removida. Essas secções do coleóptilo foram incubadas por 18 horas em água (A) ou auxina (B). O amarelo dentro do coleóptilo translúcido representa o tecido primário da folha. (Fotos O M. B. Wilkins.) (A) 1 TR Es : Ss Soja o 8 o Uv E Sr Aveia e AIA (e) Ko) Ss g I l l I | E 0 1 2 3 (O) 6,0 (B) 2 E õ a Ega 5,5 oE E vo ru Sa o o / | LI No 5,0 ER) [40] £o Se E 4,5 2 Fa QU Ml IL L 527 O período de atraso mínimo para o alongamento induzido por auxina é de 10 minutos Quando uma secção do caule ou do coleóptilo é excisada e colocada em um equipamento sensível à medição do crescimento, a resposta do crescimento à auxina pode ser monitorada em alta resolução. Sem auxina no meio, a taxa de crescimento declina rapidamente. A adição de auxina estimula fortemente a taxa de crescimento de secções de coleóptilos de aveia (Avena sativa) e de hipocótilos de soja (Glycine max), após um período de atraso de somente 10 a 12 minutos (Figura 18.134). A taxa máxima de crescimento, que representa um aumento de 5 a 10 vezes sobre o índice basal, é alcançada após 30 a 60 minutos de tratamento com auxina. Como está mostrado na Figura 18.13B, um limiar de concentração de AIA 240 1 N [a] (tun) ozuawebBuo|y 108 107 10% 105 104 103 1072 Concentração de AIA (M) Figura 18.13 Curso do processo e dose-resposta à auxina. (A) Comparação da cinética de crescimento de secções do coleóptilo de aveia e do hipocótilo de soja incubados com 10 uM de AIA (ácido indol-3-acético) e 2% de sacarose. O crescimento está plotado como a taxa de alongamento, em vez do crescimento absoluto, em cada tempo. A taxa de crescimento do hipocótilo de soja oscila após 1 hora, ao passo que aquela do coleóptilo de aveia é constante. (B) Curva típica da dose-resposta para o crescimento induzido por AIA em caules de ervilha ou secções do coleóptilo de aveia. O crescimento em alongamento de secções excisadas dos coleóptilos ou caules jovens está plotado versus concentrações l l —10 0 10 20 30 40 50 60 Tempo (min) crescentes de AIA exógeno. Em concentrações acima de 10º M, AIA torna-se menos eficaz. Acima de aproximadamente 10“ M ele torna-se inibitório, como demonstrado pelo fato de que a estimulação decresce e a curva finalmente cai abaixo da linha pontilhada, o que representa crescimento na ausência do AIA adicionado. (C) Cinética

do alongamento induzido por auxina e acidificação da parede celular em coleóptilos de milho. O pH da parede celular foi medido com um microeletrodo de pH. Observe os períodos de atraso similares (10-15 min) para a acidificação da parede celular e o aumento na taxa de alongamento. (A de Cleland, 1995; C de Jacobs e Ray, 1976.)



(B)

 auxina deve ser alcançado para iniciar essa resposta. Além da concentração ideal, a auxina torna-se inibitória. A estimulação do crescimento pela auxina requer energia, e inibidores metabólicos inibem a resposta dentro de minutos. O crescimento induzido por auxina também é sensível a inibidores da síntese de proteínas como a cicloheximida, sugerindo que a síntese de proteínas é necessária para a resposta. Inibidores da síntese de RNA também inibem o crescimento induzido por auxina por um período um pouco mais longo. A extrusão de prótons induzida por auxina induz o deslizamento da parede celular e o alongamento celular De acordo com a hipótese do crescimento ácido, íons hidrogênio atuam como um intermediário entre a auxina e o afrouxamento da parede celular (ver Capítulo 14). A fonte dos íons hidrogênio é a H'-ATPase da membrana plasmática, cuja atividade pode aumentar em resposta à auxina. A auxina estimula a extrusão de prótons na parede celular após 10 a 15 minutos de período de atraso, coerente com a cinética de crescimento, como mostrado na Figura 18.13C. Como discutido no Capítulo 14, as proteínas de afrouxamento da parede celular, denominadas expansinas, afrouxam as paredes celulares mediante enfraquecimento das pontes de hidrogênio entre os componentes polissacarídicos da parede quando o pH está ácido.

Tropismos: crescimento em resposta a uma quantidade de maiores estímulos direcionais As plantas respondem aos estímulos externos alterando seus padrões de crescimento e desenvolvimento. Durante o estabelecimento da plântula, fatores abióticos como gravidade, toque e luz influenciam o hábito de crescimento inicial da planta jovem. Tropismos são respostas de crescimento direcional em relação aos estímulos ambientais causados pelo crescimento assimétrico do eixo da planta (caule ou raiz). Os tropismos devem ser positivos (cresciMetade inferior (A) (B) mento direcionado para o estímulo) ou negativos (crescimento para longe do estímulo). Uma das primeiras forças que as plântulas emergentes encontram é a gravidade. O gravitropismo, crescimento em resposta à gravidade, possibilita que os caules cresçam em direção à luz solar para fotossintetizar e que as raízes cresçam para dentro do solo em busca de água e nutrientes. Tão logo o ápice do caule emerge da superfície do solo, ele encontra a luz solar. O fototropismo permite que as partes aéreas cresçam em direção à luz solar, maximizando,

assim, a fotossíntese, enquanto algumas raízes crescem para longe da luz solar. O tigmotropismo, crescimento diferencial em resposta ao toque, auxilia as raízes a crescer em torno de obstáculos e a se enrolar e envolver em outras estruturas como suporte. O gravitropismo envolve a redistribuição lateral de auxina Quando plântulas de Avena cultivadas no escuro estão orientadas horizontalmente, os coleóptilos pendem para cima em resposta à gravidade. De acordo com a hipótese de Cholodny-Went, em um modelo geral que se aplica a todas as respostas dos tropismos, a auxina no ápice do coleóptilo orientado horizontalmente é transportada lateralmente para o lado inferior, fazendo esse lado do coleóptilo crescer mais rápido do que o lado superior. Evidências experimentais indicaram que o ápice do coleóptilo poderia perceber a gravidade e redistribuir a auxina para o lado inferior (ver Capítulo 16). Por exemplo, se os ápices do coleóptilo estão orientados horizontalmente, uma quantidade maior de auxina difunde-se no bloco de ágar da metade inferior do que da metade superior, como demonstrado por bioensaio (Figura 18.14). Os tecidos abaixo do ápice também são capazes de responder à gravidade. Por exemplo, quando coleóptilos de milho orientados verticalmente são decapitados por remoção dos 2 mm superiores do ápice e então orientados horizontalmente, uma curvatura gravitrópica ocorre a uma taxa lenta por muitas horas, mesmo sem o ápice. A aplicação de ácido 3-indolacético (ALA), a principal auxina, à superfície cortada restaura a taxa de curvatura a Metade superior Figura 18.14 A auxina é transportada para a parte inferior de uma ponta de coleóptilo de aveia orientada horizontalmente. (A) A auxina das metades superior e inferior de uma ponta horizontal difunde-se em dois blocos de ágar. B) O bloco de ágar da metade inerior (esquerda) induz uma curvaura maior em um coleóptilo decapitado do que no bloco de ágar da metade superior (direita). (Fotos O . B. Wilkins.)

 níveis normais. Essa descoberta indica que a percepção do estímulo gravitacional e a divergência assimétrica de auxina podem ocorrer nos tecidos subapicais, embora o ápice seja necessário para a produção de auxina. A redistribuição lateral de auxina é mais difícil de demonstrar no meristema apical caulinar do que nos coleóptilos por causa da presença da recirculação de auxina na folha em desenvolvimento e no primórdio apical do caule, semelhante ao que é observado nos ápices das raízes. Entretanto, alguns dos mesmos mecanismos diferenciais de transporte de auxina na curvatura fototrópica também estão envolvidos na curvatura gravitrópica. O transporte polar de auxina necessita de energia e não depende da gravidade A polaridade do transporte de auxina no embrião em desenvolvimento foi discutida no Capítulo 17. A Figura 18.15A ilustra o uso dos termos basípeto (em direção à base) e acrópeto (em direção ao ápice) quando se discute a direção do movimento da auxina. Para maior simplicidade, serão usados às vezes os termos em direção à raiz e em direção ao caule com referência aos movimentos para baixo e para cima da auxina, respectivamente. Estudos anteriores do transporte de auxina foram conduzidos utilizando-se o método do bloco de ágar doador-receptor (Figura 18.15B). Um bloco de ágar contendo auxina marcada radiativamente (bloco doador) é colocado (A) Gema apical do caule (gema terminal) — Lâmina Nó Entrenós Gema axilar Junção caule-raiz (base) Raiz lateral Acropétalo Basipétalo ojezodiseg ojejodosy Raiz primária Ápice da raiz Ápice da parte aérea Hipocótilo 529 na extremidade do segmento de um tecido, e um bloco receptor é colocado na outra extremidade. O movimento da auxina através do tecido em direção ao bloco receptor pode ser determinado ao longo do tempo pela medição da radiatividade no bloco receptor. Esse método tem sido aperfeiçoado para permitir a deposição de gotículas bem menores de auxina radiativa sobre superfícies discretas das plantas, melhorando a acurácia dos estudos de transporte de auxina por distâncias curtas. A partir de tais estudos, as propriedades gerais do transporte polar de auxina se tornaram conhecidas. Os tecidos diferem no grau de polaridade do transporte de auxina. Em coleóptilos, caules vegetativos, pecíolos e na epiderme da raiz, o transporte a partir do ápice predomina, ao passo que, nos tecidos estelares da raiz, a

auxina é transportada em direção ao ápice. O transporte polar de auxina não é afetado pela orientação do tecido (ao menos em períodos curtos de tempo), sendo, portanto, independente da gravidade. Os efeitos da falta da gravidade no transporte polar de auxina são mostrados na Figura 18.16. Nesse experimento, estacas de videira são colocadas em uma câmara úmida, permitindo a formação de raízes adventícias nas extremidades basais das estacas, enquanto caules adventícios se formam nas extremidades apicais. A mesma polaridade das formações de raízes e de partes aéreas ocorre mesmo quando as estacas são invertidas. As raízes formam-se na base porque a diferenciação da raiz é estimulada pela acuBloco doador de ágar contendo auxina radiativa 3 A (doador) Extremidade apical (A) | B (receptor) O transporte para o receptor acontece Secção excisada a Extremidade basal (B) 3 B (doador) AM Plântula] A (receptor) O transporte para o receptor é bloqueado Figura 18.15 Demonstração do transporte polar de auxina com auxina marcada radiativamente. (A) O transporte polar de auxina é descrito em termos da direção de seu movimento em relação à base da planta (a junção caule-raiz). A auxina que se move para baixo a partir da parte aérea se move basipetamente (em direção à base) até que atinja a junção caule-raiz. Daquele ponto, o movimento para baixo é descrito como acropétalo (em direção ao ápice). O movimento da auxina a partir do ápice da raiz em direção à junção caule-raiz também é descrito como basipétalo (em direção à base). (B) Método do bloco de ágar receptor-doador para medir o transporte polar de auxina. A polaridade do transporte é independente da orientação do tecido da planta com respeito à gravidade.

530 Unidade Ill + Crescimento e Desenvolvimento Raízes adventícias Caule adventício mulação de auxina devido ao transporte polar. As partes aéreas tendem a se formar nos ápices, onde a concentração de auxina é menor. O transporte de auxina avança de modo célula-célula, e não via simplasto; isto é, a auxina sai da célula pela membrana plasmática, difunde-se através da lamela média composta e entra na próxima célula pela sua membrana plasmática. A exportação de auxina das células é denominada efluxo de auxina; a entrada de auxina nas células é denominada absorção ou influxo de auxina. O processo global, requer energia, conforme evidenciado pela sensibilidade do transporte de auxina à diminuição de oxigênio, sacarose e inibidores metabólicos. A velocidade do transporte de auxina pode exceder 3 mm h em alguns tecidos, sendo mais rápida do que a difusão, porém mais lenta do que as taxas de translocação do floema (ver Capítulo 11). Índices maiores do transporte (A) Raiz-controle | A remoção da coifa da orientada raiz vertical estimula causa uma curvatura na raiz em verticalmente, levemente o crescimento direção ao lado que contém a com a coifa. em alongamento. metade remanescente. Raiz— Coifa — (B) A raiz-controle orientada horizontalmente, com a coifa, mostra curvatura gravitrópica normal. A remoção da coifa de uma raiz horizontal elimina a resposta à gravidade, enquanto estimula levemente o crescimento em alongamento. — ED A remoção da metade da coifa Figura 18.16 As raízes adventícias crescem dos extremos da base das estacas de videira, e os caules adventícios crescem dos extremos apicais, se as estacas são mantidas na orientação invertida (as duas estacas à esquerda) ou na orientação correta (as estacas à direita). As raízes formam-se nos extremos da base porque o transporte de auxina não depende da gravidade. (De Hartmann e Kester, 1983.) polar de auxina são observados em tecidos imediatamente adjacentes aos meristemas apicais do caule e da raiz. O transporte polar é específico para auxinas ativas, natural e sintética; outros ácidos orgânicos fracos, análogos inativos de auxina e conjugados de AIA são fracamente transportados. A especificidade do transporte polar de auxina indica que ele é mediado por carregadores proteicos na membrana plasmática. De acordo com a hipótese do amido-estatólito, amiloplastos especializados servem como sensores da gravidade nas coifas (raízes) Além de agir como protetora das

células sensíveis do meristema apical à medida que o ápice da raiz penetra o solo, a coifa é o local de percepção da gravidade. Visto que a coifa está a certa distância da zona de alongamento onde a curvatura ocorre, os eventos de sinalização da resposta gravitacional iniciados na coifa devem induzir a produção de um mensageiro químico que modula o crescimento na zona de alongamento. Experimentos microcirúrgicos em que metade da coifa foi removida demonstraram que ela produz um inibidor de crescimento, mais tarde identificado como a auxina, na região inferior da raiz durante a curvatura gravitrópica (Figura 18.17). O mecanismo primário pelo qual a gravidade pode ser detectada pelas células é pelo movimento de um corpo em queda ou pela sedimentação. Candidatos óbvios para servirem como sensores nas plantas são os amiloplastos grandes e densos, presentes em células especializadas sensíveis à gravidade. Esses grandes amiloplastos (plastídios que contêm amido) têm densidade suficientemente alta em relação ao citosol para sedimentarem prontamente na parte inferior da célula (Figura 18.18). Os amiloplastos que funcionam como sensores da gravidade são chamados de estatólitos, e as células especializadas em perceber o estímulo gravitacional nas quais eles ocorrem são os estatócitos. Amiloplastos grandes e densos que sedimentam no citosol em resposta à gravidade (estatólitos) estão localizados nas células centrais, ou columela, da coifa. A remoção de Figura 18.17 Experimentos microcirúrgicos demonstram que a coifa é necessária para o redirecionamento da auxina e a subsequente inibição diferencial do alongamento na curvatura gravitrópica na raiz. (De Shaw e Wilkins, 1973.)

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 531 Amiloplasto A Retículo a endoplasmático Núcleo Ângulo do ápice da raiz Razão da auxina lateral Localização polar de PINs na columela Alcalinização citoplásmica de células da columela Queda do amiloplasto l I I I I oO 10 20 30 40 50 1 P) 3 4 5 6 Tempo (s) Tempo (min) til I I l 20 30 40 50 1 2 3 4 5 Tempo (h) fis te a Figura 18.18 Sequência de eventos seguindo a graviestimulação de uma raiz de Arabidopsis. A escala de tempo na parte inferior não é linear. As barras horizontais sombreadas no gráfico indicam o período de vários eventos na graviestimulação da raiz, com o sombreamento mais escuro correspondendo à maior mudança. O crescimento da plântula em diferentes estágios da resposta está ilustrado abaixo da escala de tempo. Três estágios da sedimentação dos estatólitos são mostrados no topo. A figura à esquerda mostra o tempo zero, quando a plântula está rotacionada primeiro a 90º. O segundo e o terceiro raízes intactas anula o gravitropismo das raízes sem inibir o crescimento. De acordo com a hipótese amido-estatólito, essas células representam estatócitos ou células sensíveis à gravidade (ver Figura 18.18). Ainda é pouco compreendido como os estatócitos percebem precisamente a sedimentação dos estatólitos. De acordo com uma hipótese, o contato ou a pressão resultante da sedimentação do amiloplasto sedimentando no retículo endoplasmático (RE) na metade inferior da célula desencadeia a resposta (ver Figura 18.18). A forma predominante do RE nas células da columela é o tipo tubular, mas uma forma incomum da RE, chamada de “RE nodal”, também está presente e deve exercer um papel na resposta à gravidade. estágios mostrados estão a cerca de 6 minutos e 2 horas após a rotação. A seta vermelha indica o fluxo de auxina, com as setas mais grossas indicando um fluxo maior. Células com concentração de auxina relativamente alta são mostradas em laranja. As células da columela da coifa são mostradas em verde no tempo zero; a cor muda para o azul e, após, para o verde-azulado em estágios mais tardios, indicando o grau de alcalinização do citoplasma. A distribuição do PIN3 está diagramada como uma linha roxa sobre a membrana plasmática das células da columela. (De Baldwin et al., 2013.) A hipótese amido-estatólito da percepção da gravidade nas raízes é apoiada por várias linhas de evidência. Os amiloplastos são as únicas organelas que

sedimentam consistentemente nas células da columela de diferentes espécies vegetais, e a taxa de sedimentação está correlacionada ao tempo necessário para perceber o estímulo da gravidade (ver Figura 18.18). As respostas gravitrópicas dos mutantes deficientes em amido são, em geral, muito mais lentas do que as das plantas selvagens. Entretanto, os mutantes sem amido apresentam algum gravitropismo residual, sugerindo que, embora esse carboidrato seja necessário para uma resposta gravitacional normal, também devem existir mecanismos de percepção da gravidade independentes dele.

532 Unidade Ill + Crescimento e Desenvolvimento Outras organelas, como os núcleos, podem ter densidade suficiente para atuarem como estatólitos. Talvez não seja necessário que o estatólito sedimente na parte inferior da célula, visto que as interações com as endomembranas e os componentes do citoesqueleto poderiam transduzir um sinal gravitrópico de uma maneira desconhecida. Os movimentos da auxina na raiz são regulados por transportadores específicos Embora as coifas contenham pequenas quantidades de AIA, raízes de mutantes defeituosos no transporte de auxina, como auxi e pin2, são agravitrópicas, sugerindo que a auxina seja o inibidor de crescimento derivado da coifa durante o gravitropismo. Entretanto, a maioria da auxina na raiz é derivada da parte aérea. O AIA é liberado no ápice da raiz através de uma corrente direcionada à raiz pelo PIN/ABCB19 (Figura 18.19). Ele também é sintetizado no meristema da raiz. Contudo, o hormônio é excluído Cotilédones das células apicais da coifa pela atividade combinada dos transportadores de auxina PINS, PIN4 e ABCB1. Ao mesmo tempo, a absorção de auxina mediada por AUX1 nas células laterais da coifa impulsiona uma corrente de auxina em direção ao caule a partir do ápice da raiz. O PIN2, que está localizado na parte superior das células epidérmicas da raiz e na região superior e lateral às células epidérmicas nas células corticais, conduz a auxina para longe da coifa da raiz lateral até a zona de alongamento, onde estimula ou inibe o alongamento celular. Além disso, um modelo do circuito de refluxo de auxina nas células corticais postula que há um redirecionamento de auxina em direção à corrente de transporte estelar da raiz nos limites da zona de alongamento (ver Figura 18.19). A circulação de auxina no ápice em crescimento pode permitir a continuidade do crescimento da raiz por um período de tempo independente da auxina proveniente da parte aérea, como também pode mover a auxina sintetizada no ápice da raiz para a corrente de refluxo. Meristema (A) apical do caule PIN3 redireciona (B) + -— a auxina lateralmente de volta para PIN1 é principalmente Hipocótilo responsável pela ade imático recirculação de p qui , auxina no meristema vascular apical do caule nrá 1 -PIN1 direciona o movimento vertical Raiz 4 da auxina do — caule para a raiz Figura 18.19 Em Arabidopsis, as proteínas de transporte PIN e ABCB direcionam o componente do efluxo de

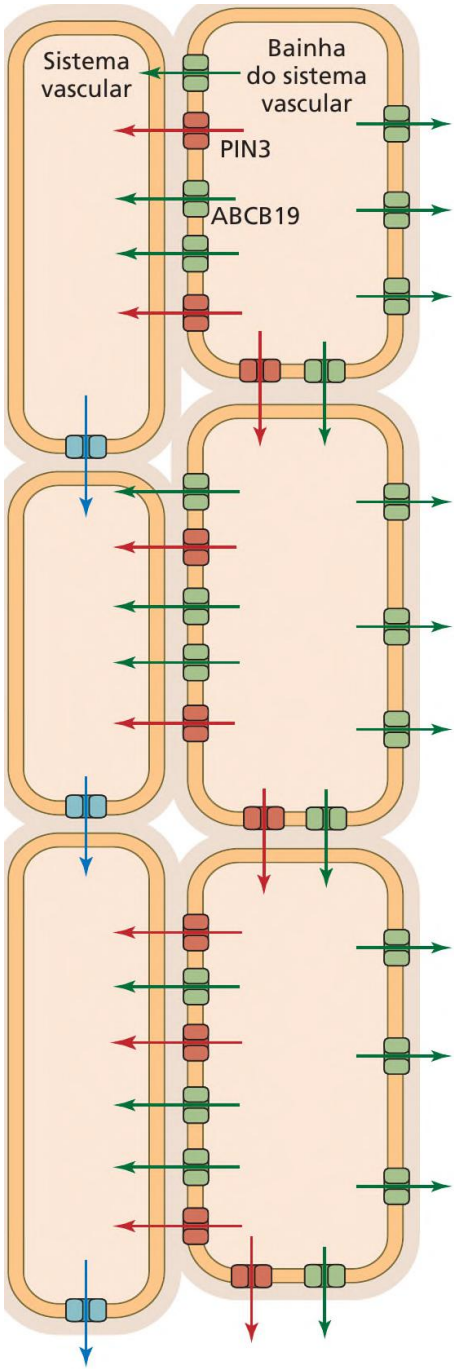
transporte polar de auxina através da planta. (A) As proteínas PIN determinam a direção basal do movimento de auxina. O movimento direcional de auxina está associado à distribuição tecido-específica de proteínas PIN carregadoras de efluxo. PIN1 medeia o transporte vertical de AIA da parte aérea para a raiz ao longo do eixo embrionário apical-basal (ver Figura 17.4) e cria um dreno de auxina que aciona o transporte basípeto desse hormônio para cima, a partir do ápice da raiz via carregadores de efluxo PIN2. Já que alguma difusão lateral de auxina deve ocorrer, acredita-se que PIN7 e PIN3 redirecionem q ES isvinsdo não direcional ; de auxina mediado por Fen ABCB1 no meristema o movimento da E apical do caule auxina ao ápice da raiz ABCB4 regula os níveis de auxina nos Vários PINs participam pelos radiculares | é recirculação de auxina > ABCB1 no ápice da raiz —> ascsa (U45)) —)» ABCB9 SN Movimento não direcional de auxina mediado por ABCB1 no ápice da raiz a auxina de volta ao tecido parenquimático vascular, onde o transporte polar acontece. As duas inserções mostram o movimento de auxina mediado por PIN1 no meristema apical do caule (superior) e a circulação de auxina regulada por PIN no ápice da raiz (inferior). (B) Fluxo de auxina associado a proteínas ABCB de transporte dependente de ATP. As setas multidirecionais nos ápices da parte aérea e da raiz indicam o transporte de auxina não direcional. Entretanto, quando combinado com proteínas PIN polarmente localizadas, ocorre o transporte direcional. ABCB4 regula os níveis de auxina no alongamento dos pelos da raiz. (A, modelo de raiz de Blilou et al., 2005.)

O estímulo gravitrópico perturba o movimento simétrico da auxina a partir do ápice da raiz De acordo com o modelo atual do gravitropismo, o transporte de auxina em direção ao caule em uma raiz orientada verticalmente é igual em todos os lados. Quando a raiz é orientada horizontalmente, entretanto, os sinais da coifa redirecionam a maior parte da auxina para o lado inferior, inibindo, portanto, o crescimento dessa região (ver Figura 18.18). Coerente com esse modelo, o transporte de PHIAIA através da coifa orientada horizontalmente é polar, com um movimento preferencial para baixo. O movimento para baixo de auxina através da coifa horizontal foi confirmado utilizando-se uma construção gênica repórter, DR5:GFP, consistindo na proteína fluorescente verde (GFP, green fluorescent protein) sob o controle do promotor de DR5 sensível à auxina. Considera-se que um dos membros da família de proteínas PIN, PINS, participe no redirecionamento de auxina nas raízes deslocadas da orientação vertical. Em uma raiz orientada verticalmente, PIN3 está uniformemente distribuída em torno das células da columela, mas, quando a raiz é colocada a seu favor, PINS é preferencialmente direcionada para a parte inferior dessas células (ver Figura 18.18). ConsideraCapítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 533 Bainha | amilífera | — Cerne Amiloplastos | | A Em < = = < = | as 9 = Caule ou + + 4 hipocótilo Sistema / vascular Córtex Epiderme Figura 18.20 Diagrama da bainha amilífera localizada fora do -se que a distribuição de PINS acelere o transporte de auxina para a parte inferior da coifa. Entretanto, como mutantes pin3 não são completamente agravitrópicos, outros eventos assimétricos devem agir em conjunto com a localização da PINS para alterar o fluxo de auxina. O evento mais provável seria uma mudança assimétrica na acidificação apoplástica, que imporia um potencial quimiosmótico assimétrico para redirecionar o fluxo de auxina. Isso causaria a redistribuição de PINS, com amplificação do fluxo de auxina na nova direção (canalização; ver Capítulo 19). A percepção gravitrópica nos caules de eudicotiledôneas e em órgãos similares ao caule ocorre na bainha amilífera Em caules de eudicotiledôneas e em órgãos similares a caules, os estatólitos envolvidos na percepção da gravidade estão localizados na bainha amilífera, a camada mais interna de células corticais que circunda o anel de tecidos vasculares das partes aéreas (Figura 18.20). A bainha amilífera é

contínua com a endoderme da raiz, mas, diferente desta, suas células contêm amiloplastos que são redistribuídos quando o vetor da gravidade muda. Estudos genéticos confirmaram o papel central da bainha amilífera no gravitropismo da parte aérea. Mutantes de Arabidopsis sem amiloplastos na bainha amilífera têm crescimento agravitrópico na parte aérea, porém crescimento gravitrópico normal na raiz. Como observado no Capítulo 17, no mutante scarecrow (scr) de Arabidopsis, a camada de células da qual a endoderme e a bainha amilífera são derivadas permanece indiferenciada. Como consequência, o hipocótilo e a inflorescência do mutante scr são agravitrópicos, embora a raiz tenha uma resposta gravitrópica normal. anel do sistema vascular. O corte à direita mostra os amiloplastos na parte inferior das células. (De Volkmann et al., 1979.) Como no caso do gravitropismo da raiz, o local da percepção da gravidade (bainha amilífera) está localizado a certa distância do local da resposta à gravidade mediada pela auxina (o córtex externo e a epiderme). Os transportadores de auxina têm um papel central no direcionamento desse hormônio para seus tecidos-alvo. As células da bainha amilífera contêm ABCB19 e PINS, que funcionam coordenadamente para restringir as correntes de auxina ao sistema vascular (Figura 18.21). A regulação seletiva da corrente descendente do transporte de auxina, conduzida por PIN1 dentro do cilindro vascular, e a restrição seletiva do movimento lateral de auxina nas células da bainha amilífera por ABCB19 e PINS parecem ter um papel fundamental na curvatura trópica. A percepção da gravidade pode envolver o pH e os íons cálcio (Ca?*) como mensageiros secundários Um diversidade de experimentos sugere que mudanças localizadas nos gradientes de pH e Ca?! são parte da sinalização que ocorre durante o gravitropismo. Mudanças no pH intracelular podem ser detectadas precocemente nas células da columela que respondem à gravidade (ver Figura 18.18). Quando corantes sensíveis ao pH foram utilizados para monitorar o pH intra e extracelular nas raízes de Arabidopsis, foram observadas mudanças rápidas após as raízes terem sido direcionadas para a posição horizontal. Em menos de 2 minutos de graviestimulação, o pH do citoplasma das células da columela da coifa aumentou de 7,2

534 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Ápice do caule A (A) Bainha do sistema vascular Sistema vascular para 7,5 (Figura 18.22), enquanto o pH apoplástico declinou de 5,5 para 4,5. Essas mudanças precederam qualquer curvatura trópica detectável por cerca de 10 minutos. A alcalinização do citosol, combinada com a acidificação do apoplasto, sugere que a ativação da H'-ATPase da membrana plasmática é um dos eventos iniciais que medeia a percepção da gravidade pela raiz ou a transdução de sinal. O modelo quimiosmótico do transporte polar de auxina (ver Figura 17.11) prediz que a acidificação diferencial do apoplasto e a alcalinização do citosol resultariam no aumento da absorção direcional e no efluxo de AIA das células afetadas. Estudos fisiológicos iniciais sugeriram que a liberação de Ca? de seus pools de reserva pode estar envolvida na transdução de sinal gravitrópica da raiz. Por exemplo, o tratamento de raízes de arroz com EGTA [etilenoglicolBainha do sistema vascular (B) Sistema vascular A Direciona o transporte polar de auxina no transporte vascular PINA E ABCB19 8 PIN3 8Restringem o movimento da auxina ao sistema vascular Figura 18.21 Restrição da auxina ao sistema vascular (principalmente no parênquima do xilema) de caules de eudicotiledôneas. (A) PIN3 está localizada na face lateral, direcionada para dentro do feixe de células da bainha, unindo-se ao sistema vascular, e acredita-se que redirecione a auxina para a corrente vascular. A auxina também é excluída da bainha do sistema vascular pelo ABCB19. As direções das setas indicam as direções do fluxo de auxina. (B) Um corte transversal dessa região mostra como a exportação do ABCB19 contribuiria para o redirecionamento de auxina para o cilindro vascular. Análises mutacionais indicam que PIN3 e ABCB19 atuam na redistribuição lateral de auxina na curvatura trópica. bis(B-aminoetiléter)-N,N,Nº, N"-ácido tetra-acético], um composto que pode quelar (formar um complexo com) Ca”, impede a absorção de Ca? pelas células e inibe o gravitropismo da raiz. Como no caso de PHJAIA, o “Ca” é fracamente transportado para a metade inferior da coifa que é estimulada por gravidade. Assim, o Ca?* dependente de auxina e a sinalização pelo pH parecem regular a curvatura gravitrópica da raiz pela propagação da rota de sinalização dependente de Ca?. Mudanças no pH extracelular também podem ser elementos de sinalização importantes que poderiam modular as respostas da

auxina alterando o gradiente quimiosmótico de prótons. Para uma discussão sobre como o gravitropismo da raiz interage com a circunutação, o padrão de crescimento endógeno espiralado do ápice da raiz e o tigmotropismo, ver Tópico 18.5 na internet.


Sistema vascular
Bainha do sistema vascular
PIN3
ABCB19

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula (B) pH citoplasmático 0,5 min -0,5 min 74 pH citoplasmático Fototropismo Seja qual for o ângulo da luz solar, uma plântula emergente é capaz de curvar-se na direção dela para otimizar a absorção da luz, um fenômeno conhecido como fototropismo. Como visto no Capítulo 16, a luz azul é particularmente eficaz na indução do fototropismo, e duas flavoproteínas, fototropinas 1 e 2, são os fotorreceptores para a curvatura fototrópica. O fototropismo necessita de eventos de sinalização a jusante que sejam pós-traducionais e que ocorram rapidamente para causar o crescimento pela curvatura. Como no caso do gravitropismo, a resposta da curvatura em direção à luz azul pode ser explicada pelo modelo de Cholodny-Went de redistribuição lateral de auxina. O fototropismo é mediado pela redistribuição lateral de auxina Charles e Francis Darwin lançaram a primeira ideia sobre o mecanismo do fototropismo nos coleóptilos, demonstrando que, enquanto a luz branca é percebida no ápice, 7,6 7,4 7,2 7,0 535 Graviestimulado / Controle 6 8 Tempo após reorientação (min) Figura 18.22 Experimentos com um corante sensível ao pH sugerem que mudanças no pH das células da columela da coifa estão envolvidas na transdução de sinal gravitrópica. (A) Micrografia mostrando um aumento do ápice da raiz e duas células da columela em diferentes níveis (quadros) da coifa, identificados como S2 (quadro 2) e S3 (quadro 3) (destaques). Os citosóis das células da columela estão fluorescendo porque elas foram microinjetadas com um corante fluorescente sensível ao pH. Os vacúolos (v) não contêm corante e, por isso, aparecem escuros. (B) O pH citoplasmático aumenta em menos de 1 minuto após a graviestimulação. (C) Imagem dos corantes sensíveis ao pH na resposta das duas células da columela em (A) ao estímulo gravitrópico. A escala de cores abaixo foi utilizada para gerar os dados em (B). (De Fasano et al., 2001.) a curvatura ocorre na região subapical. Eles propuseram que alguma “influência” era transportada do ápice para a região de crescimento, causando, assim, a assimetria observada em resposta ao crescimento. Mais tarde, demonstrou-se que essa influência era o AIA. Quando um caule está crescendo verticalmente, a auxina é transportada polarmente do ápice em crescimento para a zona de alongamento. A polaridade do transporte de auxina do caule para a raiz é

independente da gravidade. Entretanto, a auxina também pode ser transportada lateralmente, e esse desvio lateral da auxina baseia-se no âmago do modelo de Cholodny-Went para os tropismos. Na curvatura gravitrópica, a auxina do ápice da raiz que é redirecionada à parte inferior da raiz inibe o alongamento celular, causando uma curvatura da raiz para baixo. Na curvatura fototrópica, a auxina para o caule que é redirecionada para o lado sombreado do eixo estimula o alongamento celular. O crescimento diferencial resultante tem como consequência a curvatura do caule em direção à luz (Figura 18.23).

536 Unidade III e Crescimento e Desenvolvimento Lado sombreado — oa T — MN T o to T Controle (sem tratamento de luz) Crescimento em comprimento (mm) o [op] T Lado iluminado o w T 0 20 40 60 80 100 120 Tempo (min) Figura 18.23 Curso do processo de crescimento nos lados iluminados e sombreados de um coleóptilo respondendo a um pulso de 30 segundos de luz azul unidirecional. Os coleóptilos-controle não foram tratados com luz. (De lino e Briggs, 1984.) Embora os mecanismos fototrópicos pareçam ser altamente conservados nas espécies vegetais, os locais precisos da produção de auxina, da percepção da luz e do transporte lateral têm sido difíceis de serem determinados. Em coleóptilos de milho, a auxina acumula-se em 1 a 2 mm da parte superior do ápice. As zonas de fotossensibilidade e transporte lateral estendem-se ao longo de 5 mm do ápice. A resposta é também fortemente dependente da fluência da luz (o número de fótons por unidade de área). Zonas similares de síntese/acumulação de auxina, percepção da luz e transporte lateral são vistas nos caules verdadeiros de todas as monocotiledôneas e eudicotiledôneas examinadas até agora. A acidificação do apoplasto parece ter um papel no crescimento fototrópico: o pH apoplástico no lado sombreado de caules ou coleóptilos fototropicamente curvados é mais ácido do que no lado iluminado. A diminuição do pH aumenta o transporte de auxina pelo aumento na taxa de entrada de AIA na célula e pelos mecanismos de efluxo de auxina acionados pelo potencial quimiosmótico de prótons. De acordo com a hipótese de crescimento ácido, seria esperado que essa acidificação também aumentasse o alongamento celular. Seria esperado que ambos os processos — o aumento no transporte de auxina e aumento no alongamento celular no lado sombreado —contribuíssem para a curvatura em direção à luz. Para uma descrição do fototropismo negativo nas raízes, ver Tópico 18.6 na internet. O fototropismo ocorre em uma série de eventos pós-traducionais Como mencionado anteriormente, os eventos da curvatura fototrópica ocorrem rapidamente. Embora sejam proteínas hidrofílicas, as fototropinas estão associadas à membrana plasmática. Em Arabidopsis, a luz azul de baixa fluência é percebida pelas células no lado irradiado do hipocótilo, e uma série de eventos de transdução de sinal é iniciada. Durante o primeiro minuto, são formados novos microtúbulos orientados longitudinalmente, e microtúbulos preexistentes são

degradados (ver Tópico 18.7 na internet). Após cerca de 3 minutos de irradiação com luz azul unilateral, a fototropina 1 (phot1) sofre autofosforilação e algumas das proteínas dissociam-se da membrana plasmática. A seguir, a phot1 ativada na membrana plasmática fosforila o transportador de auxina, ABCB19, inibindo sua atividade e bloqueando o transporte de auxina (ver a seguir). A phot 1 autofosforilada é, então, internalizada pela endocitose mediada pela clatrina. A função da internalização não é clara, mas ela pode ter um papel na sinalização da fototropina ou na dessensibilização do receptor. Por exemplo, a proteína NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL 3 (NPH3), originalmente identificada como um mutante não curvado (nph3), é um adaptador de substrato para uma ubiquitina ligase. A NPH3 está localizada na membrana plasmática e é desfosforilada após a exposição à luz azul. A NPH3 desfosforilada interage com a phot1, que é, então, destinada para a degradação pelo proteassomo 268. Contraintuitivamente, aubiquitinação da photl mediada pela NPH3 parece ser necessária para a curvatura fototrópica. Há evidência circunstancial de que a ubiquitinação pode aumentar o transporte endossômico da phot1 para outras partes da célula. Como já observado, a fosforilação de ABCB19 pela phot1 induzida pela luz azul inibe sua atividade de efluxo. A ABCB19 tem um papel importante no transporte de auxina fora do ápice caulinar, e ela também mantém as correntes de transporte de auxina a longa distância, impedindo a reabsorção celular e a difusão para os tecidos vizinhos. A ABCB19, portanto, funciona com PIN1 para facilitar o transporte de auxina dos tecidos apicais para as raízes. Como consequência da inibição da ABCB19, a auxina acumula-se acima do nó cotiledonar e menos auxina é liberada na zona de alongamento, causando o término do alongamento do hipocótilo (Figura 18.24). Após a pausa no alongamento, o transporte basípeto de auxina mediado por PINS reinicia preferencialmente no lado sombreado da plântula. A acumulação de auxina no lado sombreado do hipocótilo superior pode ser detectada após cerca de 15 minutos de exposição à luz azul unilateral. Além disso, há um aumento na concentração de auxina no cilindro vascular do hipocótilo na zona de alongamento e abaixo dela (ver Figura 18.24). A curvatura em direção à fonte de luz azulinicia após cerca de 2 horas. Embora as fototropinas sejam os fotorreceptores primários para o fototropismo, fitocromos e criptocromos também podem contribuir para a resposta (ver Tópico

18.8 na internet).

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula + — Cotilédones AIA Viva 2 pedalas Alongamento Hipocótilo — |. 1. No escuro, a auxina movimenta-se primeiro da parte aérea para a raiz pelos tecidos vasculares nos pecíolos e no hipocótilo, bem como pela epiderme. no nó cotiledonar e a plântula interrompe o crescimento vertical. Figura 18.24 Modelo do movimento basípeto de auxina (linhas vermelhas) associado com o fototropismo em plântulas de Arabidopsis aclimatadas ao escuro. (De Christie et al., 2011.) Fotomorfogênese As partes aéreas de plântulas cultivadas no escuro são estioladas — isto é, elas têm hipocótilos longos, um ápice em forma de gancho, cotilédones próximos e pró-plastídios não fotossintetizantes, fazendo as folhas não expandidas terem uma cor amarela pálida. Por outro lado, plântulas cultivadas sob luz têm hipocótilos menores e mais espessos, cotilédones abertos e folhas expandidas com cloroplastos ativos fotossinteticamente (Figura 18.25). O desenvolvimento no escuro é denominado escotomorfogênese, enquanto o desenvolvimento na presença de luz é denominado fotomorfogênese. Quando plântulas cultivadas no escuro são transferidas para a luz, a fotomorfogênese inicia e as plântulas são ditas desestioladas. A troca entre desenvolvimentos no escuro e no claro envolve mudanças genômicas amplas na transcrição e na Figura 18.25 Plântulas de eudicotiledôneas e monocotiledôneas cultivadas sob iluminação e no escuro. (A e B) Milho (Zea mays) e (C e D) mostarda (Eruca sp.) cultivados na luz (A e C) ou no escuro (B e D). Os sintomas do estiolamento no milho, uma monocotiledônea, abrangem ausência do esverdeamento, redução da largura da folha, incapacidade de enrolamento foliar e alongamento do coleóptilo e do mesocótilo. Na mostarda, uma eudicotiledônea, os sintomas do estiolamento incluem ausência do esverdeamento, tamanho reduzido da folha, alongamento do hipocótilo e manutenção do ápice em gancho. (A e B, imagens cortesia de Patrice Dubois; C e D, imagens de David Mclntyre.) Luz azul 2. Após exposição à luz azul unidirecional, o movimento de auxina cessa brevemente 537 á à 3. A auxina é redistribuída para o lado sombreado e o transporte polar reinicia. 4. As células no lado sombreado do hipocótilo alongam-se, resultando em crescimento diferencial, e a plântula curva-se em direção à fonte de luz. (A) Milho cultivado na luz (B) Milho cultivado no escuro (C) Mostarda

cultivada na luz (D) Mostarda cultivada no escuro

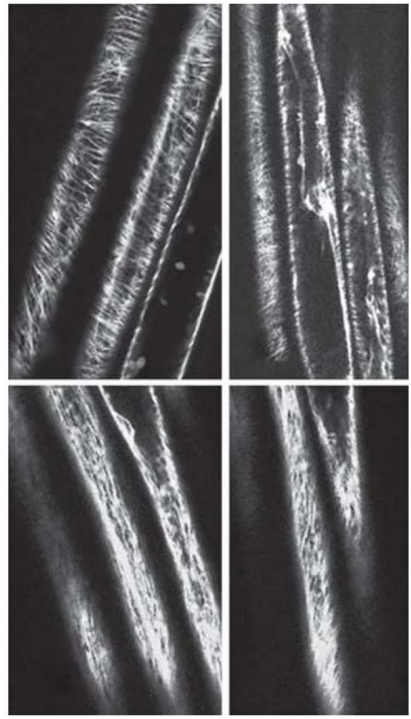
538 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento tradução desencadeadas pela percepção da luz por diversas classes de receptores (ver Capítulo 16). Apesar da complexidade do processo, a transição da escotomorfogênese para a fotomorfogênese é surpreendentemente rápida. Dentro de minutos de aplicação de um único flash de luz a uma plântula de feijoeiro cultivada no escuro, muitas mudanças ocorrem no desenvolvimento: e Um decréscimo na taxa de alongamento do caule e O início da abertura do ápice em forma de gancho e Oinício da síntese dos pigmentos fotossintetizantes A luz age, portanto, como um sinal para induzir uma mudança na forma da plântula, de uma que facilita o crescimento dentro do solo para uma que possibilitará, de maneira eficiente, que a planta colha energia luminosa e converta essa energia nos açúcares, proteínas e lipídeos essenciais e necessários ao crescimento. Entre os diferentes fotorreceptores que podem promover respostas morfogenéticas nas plantas, os mais importantes são os que absorvem as luzes azul e vermelha. O fitocromo é um pigmento proteico fotorreceptor que absorve luz vermelha e vermelho-distante mais fortemente, mas também absorve luz azul. Ele medeia vários aspectos do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, incluindo a germinação, a fotomorfogênese e o florescimento (ver Capítulo 20). Os criptocromos são flavoproteínas que medeiam muitas respostas à luz azul envolvidas na fotomorfogênese, incluindo a inibição do alongamento do hipocótilo, a expansão cotiledonar e o alongamento do pecíolo. Como visto no Capítulo 16, a fotomorfogênese é regulada negativamente. No escuro, muitos dos fatores de transcrição que regulam a fotomorfogênese são degradados no núcleo via ubiquitinação mediada pela COP1 e pelo proteassomo 268. Na presença de luz, esse processo é inibido, permitindo a sequência da fotomorfogênese. Hormônios vegetais atuam na coordenação dessas mudanças na planta. Giberelinas e brassinosteroides suprimem a fotomorfogênese no escuro No escuro, o nível do fitocromo na forma Pfr (absorção do vermelho-distante) é baixo. Como o Pfr inibe a sensibilidade do hipocótilo a GA, as GAs endógenas promovem o alongamento celular do hipocótilo em escala maior no escuro do que na luz, ocasionando o surgimento de plântulas longas e finas cultivadas no escuro. Sob a luz, o Pr (a forma de fitocromo que absorve no vermelho) é convertido em Pfr, que ocasiona uma

menor sensibilidade do hipocótilo às GAs. Como consequência, o alongamento do hipocótilo é amplamente reduzido, e a plântula passa por uma desestiolação. Por essa razão, mutantes de ervilha deficientes em GA cultivados no escuro mostram-se desestiolados, embora não possuam clorofila, que necessita de luz para sua síntese (ver Capítulo 7). Em conjunto, esses resultados indicam que a GA suprime a fotomorfogênese no escuro, e a supressão é revertida pela luz vermelha. Os brassinosteroides exercem um papel paralelo na supressão da fotomorfogênese no escuro. Triagens genéticas para mutantes que aparecem desestiolados quando cultivados no escuro levaram à identificação do gene DE-ETIOLATED? (DET2), que codifica um gene de biossíntese de brassinosteroide. Mutantes de det? de perda de função reduziram os níveis de brassinosteroides, resultando em uma aparência desestiolada da plântula mesmo quando cultivada no escuro (Figura 18.26). Assim, os brassinosteroides, como as GAs, suprimem a fotomorfogênese no escuro. Os brassinosteroides também são necessários para a promoção do alongamento celular pelas GAs; a degradação do repressor das proteínas DELLA, induzida pelas GAs, intensifica a resposta do brassinosteroide. Por fim, as rotas de transdução de sinal desses dois hormônios interagem com a rota do fitocromo mediante sua regulação dos fatores de interação dos fitocromos (PIFs, phytochrome interacting factors) (ver Capítulo 16). Tipo selvagem Mutante det? Figura 18.26 A plântula mutante det? de Arabidopsis cultivada no escuro, à esquerda, tem um hipocótilo curto e grosso e cotilédones abertos. O tipo selvagem cultivado no escuro está à direita. (Cortesia de S. Savaldi-Goldstein.)

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula A abertura do gancho é regulada por fitocromo e auxina Plântulas estioladas de eudicotiledôneas em geral são caracterizadas por uma região em forma de gancho logo abaixo do ápice caulinar. A formação do gancho e sua manutenção no escuro resultam do crescimento assimétrico induzido por etileno (Figura 18.27A). A forma fechada do gancho é uma consequência do alongamento mais rápido do lado externo do caule do que do lado interno. Quando exposto à luz branca, o gancho abre, porque a taxa do alongamento do lado interno aumenta, equalizando a taxa de crescimento em ambos os lados (ver Apêndice 2 na internet). A luz vermelha induz a abertura do gancho e a luz vermelho-distante reverte o efeito da luz vermelha, indicando que o fitocromo é o fotorreceptor envolvido nesse processo. Uma interação próxima entre o fitocromo e o etileno controla a abertura do gancho. Ao mesmo tempo que o etileno é produzido pelo tecido do gancho no escuro, o alongamento das células do lado interno é inibido. A luz vermelha inibe a formação do etileno, promovendo o crescimento do lado interno, causando, assim, a abertura do gancho. O mutante insensível à auxina axr1 não desenvolve um gancho apical; e o tratamento de plântulas selvagens de Arabidopsis com NPA (ácido N-1-naftilftalâmico), um inibidor do transporte polar de auxina, bloqueia a formação do gancho apical. Esses e outros resultados indicam um papel da auxina na manutenção da estrutura do gancho. O crescimento mais rápido dos tecidos externos em relação aos internos poderia refletir uma redistribuição (A) 539 lateral de auxina dependente de etileno, análogo ao gradiente lateral de auxina que se desenvolve durante a curvatura fototrópica. O etileno induz a expansão celular lateral Em concentrações acima de 0,1 pL L'!, o etileno muda o padrão de crescimento de plântulas de eudicotiledôneas pela redução da taxa de alongamento e pelo aumento da expansão lateral, provocando um intumescimento do hipocótilo ou do epicótilo. Conforme discutido no Capítulo 14, o direcionamento da expansão da parede celular é determinado pela orientação das suas microfibrilas de celulose. As microfibrilas transversais reforçam a parede celular na direção lateral, de modo que a pressão de turgor fica canalizada para o alongamento celular. A orientação das microfibrilas é, por sua vez, determinada pela orientação da série cortical dos microtúbulos no citoplasma cortical

(periférico). Nas células vegetais em alongamento típico, os microtúbulos corticais estão dispostos transversalmente, originando microfibrilas de celulose organizadas transversalmente. Durante a resposta da plântula ao etileno, o padrão transversal do alinhamento dos microtúbulos nas células do hipocótilo é rompido, e os microtúbulos mudam para uma orientação longitudinal (Figura 18.27B). Essa mudança de 90 graus na orientação dos microtúbulos leva à mudança em paralelo na deposição das microfibrilas de celulose. A parede recém-depositada é reforçada na direção longitudinal e não na direção transversal, que promove a expansão lateral em vez do alongamento (Figura 18.28). Figura 18.27 Efeitos do etileno sobre o crescimento e a orientação dos microtúbulos em plântulas de Arabidopsis. (A) Resposta tripla ao etileno em Arabidopsis. Plântulas de 3 dias de idade cultivadas na presença de luz (direita) ou na ausência de luz (esquerda) em 10 ppm de etileno. Observe o hipocótilo encurtado, o alongamento reduzido da raiz e uma exacerbação da curvatura do gancho apical que resulta da presença do etileno. (B) O etileno afeta a orientação dos microtúbulos. Essa orientação é horizontal nos hipocótilos de plântulas-controle transgênicas de Arabidopsis, cultivadas no escuro, expressando um gene de tubulina marcado com uma proteína fluorescente verde (ver painel superior). A orientação dos microtúbulos é longitudinal nas células dos hipocótilos de plântulas tratadas com o precursor do etileno, ACC, que aumenta a produção desse hormônio (ver painel inferior). (A cortesia de Joe Kieber; B de Le et al., 2005.) Capes -< L * 7 E) t t

(B)



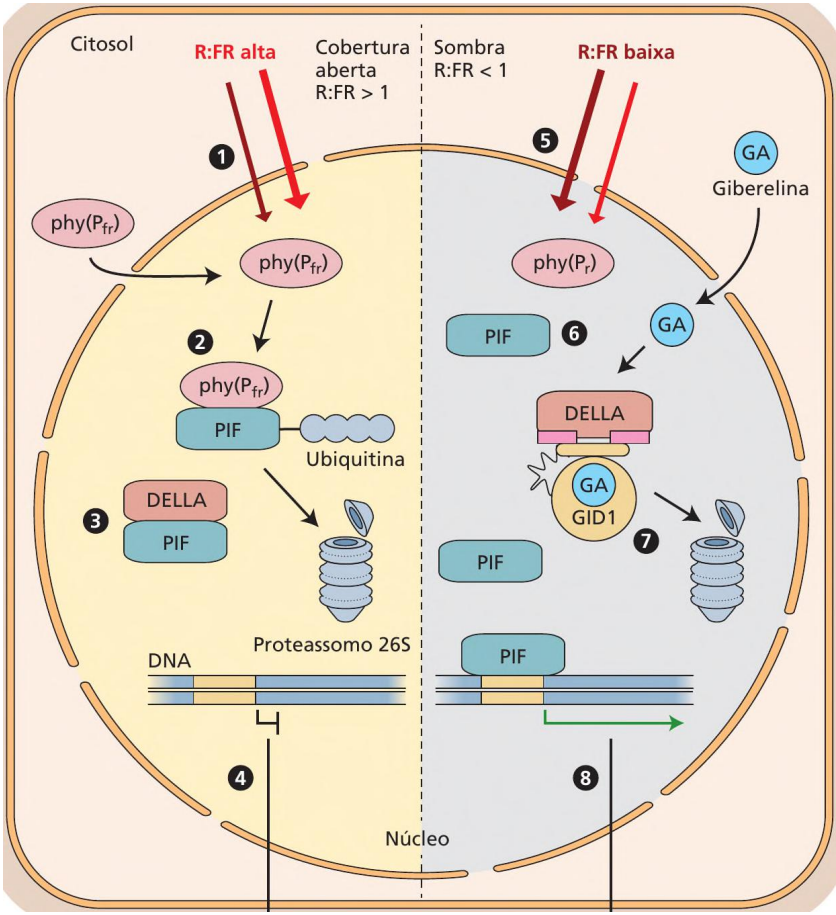
disponibilizam a informação que auxilia as plantas a Taxa de fluência de fótons em bandas de 10 nm centradas em 730 nm A Tabela 18.2 compara a taxa de fluência total (relacionada com a intensidade de luz) em fótons (400-800 nm) e os valores de R:FR em oito condições e ambientes naturais. Em comparação com a luz do dia, há proporcionalmente mais luz vermelho-distante durante o pôr-do-sol, sob 5 mm de solo, ou abaixo da cobertura de outras plantas (como sobre o chão de uma floresta). O fenômeno da cobertura resulta do fato de que folhas verdes absorvem luz vermelha por causa de seu alto conteúdo de clorofila, mas são relativamente transparentes à luz vermelho-distante. A diminuição da razão R:FR causa o alongamento das plantas de sol Uma importante função do fitocromo é que ele permite que as plantas percebam o sombreamento por outras plantas. As plantas que aumentam o tamanho do caule em res

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula TABELA 18.2 Parâmetros de luz ecologicamente importantes Taxa de fluência (umolm?s?) R:FR? Luz do dia 1.900 1,19 Crepúsculo 26,5 0,96 Luar 0,005 0,94 Dossel de hera 17,7 0,13 Solo, a uma profundidade de 5 mm 8,6 0,88 Lagos, a uma profundidade de 1 m Lago Negro 680 142 Lago Leven 300 Sl Lago Borralie 1.200 (1,2 Fonte: Smith, 1982, p. 493. Nota: O fator de intensidade de luz (400-800 nm) é dado pela densidade de fluxo de fótons, e a luz ativa no fitocromo é dada pela razão R:FR. Valores absolutos obtidos de varreduras do espectrorradiômetro; os valores devem indicar as relações entre as várias condições naturais, não sendo médias ambientais de fato. posta ao sombreamento exibem uma resposta de evitação à sombra. Conforme aumenta o sombreamento, a razão R:FR diminui (ver Figura 16.6B). Uma proporção maior de luz vermelho-distante converte mais Pfr em Pr, e a razão do Pfr para o fitocromo total (Pfr/P a) diminui. Quando "plantas de sol" (plantas adaptadas a hábitats de campo aberto) foram cultivadas sob luz natural em um sistema de sombreamento que controla a razão R:FR, as taxas de aumento do caule cresceram em resposta a um maior conteúdo de luz vermelho-distante (i.e. uma razão Pfr:P, | menor) (Figura 18.29). Em outras palavras, o sombreamento simulado da cobertura (altos níveis de luz vermelho-distante, menor razão de Pfr:P sta) induziu essas plantas a alocarem mais de seus recursos para se tornarem mais altas. Essa correlação não foi tão forte quanto para as "plantas de sombra", que normalmente crescem sob uma cobertura foliar. As plantas de sombra mostraram uma redução menor no comprimento de seus caules do que as plantas de sol quando foram expostas a valores maiores de R:FR (ver Figura 18.29). Portanto, parece haver uma relação sistemática entre o crescimento controlado pelo fitocromo e o hábitat da espécie. Tais resultados indicam o envolvimento do fitocromo na percepção da sombra. Para uma "planta de sol" ou "planta que evita a sombra", existe um valor adaptativo nítido em alocar seus recursos voltados a um crescimento mais rápido em extensão quando ela é sombreada por outra planta. Desse modo, ela pode aumentar suas chances de crescer acima da cobertura (dossel) e adquirir uma maior porção de radiação fotossinteticamente ativa não filtrada. O preço por favorecer o alongamento entrenós é geralmente uma redução na área foliar e nas ramificações, mas, ao

menos em curto prazo, essa adaptação ao sombreamento da cobertura aumenta a aptidão (fitness) da planta. Quando a planta 541 0,08 "Plantas de sol 0,06 Plantas de sombra 0,04 Logaritmo da taxa do caule em alongamento 0,02 | | |] 0,0 0,2 0,4 0,6 0,8 Pfr: Prot Figura 18.29 O fitocromo parece ter um papel predominante no controle da taxa de alongamento do caule em plantas de sol (linha contínua), porém não em plantas de sombra (linha tracejada). (De Morgan e Smith, 1979.) cresce acima da cobertura ou ocorre uma clareira no dossel quando uma árvore cai na floresta, a planta, então, fica livre da evitação da sombra e da competição por luz. A análise genética de Arabidopsis indicou que, das cinco isoformas do fitocromo (phyA-E) encontradas nas angiospermas, phyB tem um papel predominante na mediação de muitas das respostas de evitação da sombra, porém phyD e phyE também contribuem. O phyA também tem um papel antagonizando as respostas mediadas por phyB, D e E. Quando as plantas são cultivadas sob razão R:FR alta, como em uma cobertura aberta, as proteínas phy localizam-se no núcleo e inativam as proteínas PIF, que agem como reguladores negativos da resposta fotomorgênica do fitocromo (Figura 18.30). Sob R:FR baixa, uma quantidade de fitocromos é excluída do núcleo, possibilitando a acumulação de proteínas PIF que promovem as respostas de alongamento (ver Figura 16.13). Além da interação com phy, as proteínas PIF também estão sujeitas à regulação negativa por proteínas DELLA, que são componentes da rota de sinalização por giberelina. Desse modo, as proteínas PIF parecem integrar inúmeros sinais luminosos na transição da escotomorfogênese para a fotomorfogênese (p. ex., biossíntese de clorofila), assim como respostas de ajuste fino a mudanças na qualidade da luz (p. ex., evitação da sombra). Outros fotorreceptores e hormônios, tais como criptocromos, auxina e brassinosteroides, também participam na fotomorfogênese. Para uma discussão, ver Tópico 18.9 na internet.

542 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento RiFRalta Cobertura 1. Sob luz solar aberta direta, a luz RIFR > 1 vermelha predomina e a forma Pfr do fitocromo move-se para O núcleo. 2. No núcleo, phy causa a degradação das proteínas PIF, que atuam como reguladores negativos da Ubiquitina fotomorfogênese. NS 3. Como resultado, os repressores DELLA ligam-se à PIF e impedem a transcrição dos genes regulados por PIF. LU] 4. Na ausência da expressão gênica induzida por PIF, o crescimento do caule é limitado. Inibição do crescimento do caule Figura 18.30 Papéis do fitocromo e da giberelina na evitação da sombra. (Cortesia de Yvon Jaillais.) A redução das respostas de evitação da sombra pode melhorar a produtividade das culturas As respostas de evitação da sombra devem ser altamente adaptativas em um ajuste natural para auxiliar as plantas a competir com a vegetação vizinha. (Para uma discussão da variação ecotípica nas respostas dos fitocromos, ver Tópico 18.10 na internet.) Porém, para muitas espécies de culturas agrícolas, uma realocação de recursos do crescimento reprodutivo para o vegetativo pode reduzir o rendimento da cultura. Em anos recentes, ganhos na produtividade de culturas como o milho aconteceram por meio do melhoramento de novas variedades com uma alta tolerância ao adensamento (que induz respostas de evitação da sombra), e não por aumentos no rendimento básico por planta. Como consequência, as variedades atuais de milho podem ser cultivadas em densidades maiores do que as mais antigas, sem sofrer decréscimos na produtividade (Figura 18.31). Núcleo 5. Sob a cobertura vegetal, a luz é enriquecida nos comprimentos de onda vermelho-distante. O fitocromo está na forma inativa Pr. R:FR baixa Giberelina 6. Na ausência de Pfr, as PIFs não são degradadas. 7. A sensibilidade à giberelina aumenta, causando a degradação dos repressores DELLA. 8. À medida que as proteínas PIF se acumulam, a expressão gênica induzida por PIF aumenta, promovendo o alongamento do caule. Promoção do crescimento do caule ENA Diferenciação do sistema vascular Durante a embriogênese na semente, os transportes simplástico e apoplástico são suficientes para distribuir água, nutrientes e sinais ao longo do embrião pelo processo de difusão. Seguindo-se à germinação, entretanto, a plântula emergente requer um sistema vascular contínuo para distribuir moléculas rapidamente e de maneira eficiente através da planta. O sistema vascular do embrião consiste somente em

procâmbio — sistema vascular imaturo. Durante a emergência da plântula, aparecem as primeiras células do protoxilema e do protofloema, seguidas de células



Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Figura 18.31 Plantação de alta densidade e produtividade da cultura. Variedades modernas de milho são plantadas em alta densidade. Tradicionalmente, americanos nativos cultivavam milho em pequenas colinas ou montes; o espaçamento entre as plantas era superior a 1 metro. As plantas eram baixas e com frequência produziam múltiplas e pequenas espigas. Híbridos modernos, ao contrário, são plantados mecanicamente em fileiras densas com pouco espaço entre elas (em geral 74.000 a 94.000 plantas por hectare). Embora a produtividade por planta não tenha aumentado drasticamente por muitos anos nos híbridos comerciais, a produtividade total continuou a aumentar bastante por causa do melhor desempenho de plantas em alta densidade. Como mostrado nesta imagem do estado de Nova lorque, variedades modernas de milho têm folhas eretas que auxiliam as plantas a capturarem a energia solar sob condições de adensamento. (Cortesia de T. Brutnell.) maiores do metaxilema e do metafloema (Figura 18.32). As células do protofloema e do metafloema podem diferenciar-se em elementos crivados, células companheiras, fibras ou células parenquimáticas. As células do protoxilema e do metaxilema podem se tornar elementos de vaso do xilema e traqueídes, fibras ou parênquima. Auxina e citocinina são necessárias para o desenvolvimento vascular normal As interações de auxina e citocinina são importantes para direcionar o desenvolvimento vascular. Por exemplo, no Capítulo 17, foi visto que o gene WOODEN LEG (WOL) codifica um receptor de citocinina e é necessário para o desenvolvimento vascular. Em mutantes wol, os quais são defectivos na sinalização por citocinina, as células do protofloema e do protoxilema não conseguem se desenvolver, sugerindo que a (A) (B) No embrião maduro, o sistema vascular consiste em células procambiais. Em aproximadamente 2,5 dias após a germinação, o protofloema (linhas tracejadas) e o protoxilema imaturos (linhas pontilhadas) desenvolvem-se. Figura 18.32 Diferenciação e padronização vascular em embriões e plântulas de Arabidopsis. (De Busse e Evert, 1999.) 543 sinalização por citocinina é necessária para a especificação dos tipos celulares pelas células procambiais. De maneira similar, os genes AXR3 são membros da família gênica AUX/AIA de reguladores transcricionais que são rapidamente induzidos pela auxina. AXR3 é necessário para

a sinalização por auxina, e o desenvolvimento do protoxilema é bloqueado nos mutantes axr3. Assim, a sinalização por auxina é necessária para o desenvolvimento do protoxilema. Por causa da dificuldade em se estudar a diferenciação do xilema em tecidos com múltiplos tipos celulares, muito da compreensão atual do processo origina-se do estudo da xilogênese em culturas celulares de Zinnia elegans em suspensão. (O) (D) Em aproximadamente 2,75 dias após a germinação, o protofloema maduro (linhas contínuas) desenvolve-se, mas o protoxilema ainda está imaturo (linhas pontilhadas). Em plântulas de 3 dias de idade, a maior parte do protofloema e do protoxilema está plenamente diferenciada, com o desenvolvimento seguindo em direção à raiz.

544 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento As culturas celulares de Z. elegans em suspensão podem ser induzidas a realizar xilogênese As culturas celulares de Z. elegans em suspensão, derivadas das células do mesofilo, podem ser induzidas a se diferenciar diretamente a partir de células maduras do parênquima, em elementos traqueais (xilema). Três estágios de desenvolvimento na xilogênese de Z. elegans foram identificados, cada um associado a estados fisiológicos, mudanças morfológicas e padrões de expressão gênica específicos: * O estágio I consiste na desdiferenciação das células do mesofilo e na aquisição de competência para rediferenciarem-se em elementos traqueais. A desdiferenciação envolve muitos dos mesmos genes envolvidos na resposta a lesões em plantas. º Durante o estágio II iniciam a síntese, a padronização e a deposição de material de parede secundária. A autofagia (ver Capítulo 22) torna-se ativa nesse período, contribuindo para a autólise celular. e No estágio IIL completa-se a deposição do espessamento da parede secundária, e acontece a lignificação. Simultaneamente, a membrana vacuolar rompe-se, o que leva à completa autólise do protoplasto, incluindo a membrana plasmática. Ao final do processo, permanece somente um tubo oco consistindo em uma camada externa granular, uma camada média de parede primária e uma camada interna com parede secundária lignificada (Figura 18.33). (B) (o (D) (E) A xilogênese envolve uma sinalização química entre as células vizinhas A auxina e a citocinina são necessárias para o início da xilogênese nas culturas celulares de Z. elegans, e os brassinosteroides atuam em estágios posteriores, promovendo a lignificação e a morte celular programada. Outros agentes sinalizadores estão, sem dúvida, envolvidos. Por exemplo, elementos de vasos formados nas culturas celulares em suspensão têm paredes terminais fechadas (ver Figura 18.33A-E), ao contrário de elementos de vasos formados in vivo, que têm as paredes terminais abertas. Essa discrepância sugere que o desenvolvimento normal de elementos traqueais envolve a sinalização entre as células superiores e inferiores de uma fila. Um exemplo conhecido de tal sinalização entre os elementos traqueais é o fator similar a proteoglicanas, xilogênio, que medeia a diferenciação do xilema nas culturas celulares de Z. elegans em suspensão. O xilogênio normalmente acumula-se no meristema, no procâmbio e no xilema

das plântulas dessa espécie, e está concentrado nas extremidades apicais das paredes celulares dos elementos traqueais em diferenciação (Figura 18.33F). A distribuição polar de xilogênio sugere um papel na comunicação célula-célula durante a formação dos vasos que é específica para as paredes terminais. Figura 18.33 Formação do xilema em Z. elegans e na cultura de células. (A) As paredes celulares do xilema de Z. elegans têm três camadas principais: (1) uma matriz granular externa, (2) uma parede celular primária e (3) uma parede celular secundária. (B-E) Sequência mostrando a diferenciação dos elementos traqueais de Z. elegans em culturas celulares do mesofilo em suspensão. (F) Localização do xilogênio em uma plântula de 14 dias de idade. (A de Lacayo et al., 2010, arte de Sabrina Fletcher; B-E de Novo-Uzal et al., 2013; F de Motose et al., 2004.) Elemento traqueal diferenciando-se (F) Elemento 20 um traqueal

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Crescimento e diferenciação da raiz As primeiras plantas terrestres não tinham raízes; em vez disso, utilizavam estruturas superficiais similares a rizomas (caules subterrâneos) para ancoragem e absorção. As raízes evoluíram independentemente ao menos duas vezes, estando presentes em todos os grupos de plantas vasculares terrestres. O eixo de desenvolvimento da raiz pode ser dividido em três zonas fundamentais: a zona meristemática, a zona de alongamento e a zona de diferenciação (Figura 18.34). Células, tecidos e órgãos especializados, incluindo pelos, endoderme, elementos (A) Primórdio da raiz lateral | Pelo ad Zona de diferenciação (B) 545 condutores do xilema e floema e primórdios da raiz lateral, alcançam a maturidade na zona de diferenciação. A formação da estria de Caspari na endoderme foi descrita no Capítulo 14. O desenvolvimento da epiderme da raiz segue três padrões básicos Os pelos são importantes para a absorção de água e nutrientes. Eles também têm um papel mecânico para auxiliar a ancoragem das plantas no solo. A maioria das espécies vegetais (incluindo a maioria das pteridófitas e Célula cortledlos a Célula — epidérmica Célula & sem pelo com pelo O célula sem pelo Zona de < alongamento > Zona de oscilação J Zona meristemática Centro quiescente Figura 18.34 Locais de início das raízes laterais e dos pelos nas raízes de Arabidopsis. (A) Corte longitudinal da raiz mostrando zonas de sobreposição de desenvolvimento. A divisão celular ocorre na zona meristemática, e a expansão e o alongamento celulares ocorrem na zona de alongamento. A região de transição entre as zonas meristemáticas e de alongamento (zona de oscilação) também está 1. Em células sem pelos, WER forma um complexo transcricional com TTG1, GL3 e EGL3 para ativar o gene GL2, que resulta no destino de uma célula sem pelo. 2. O complexo transcricional WER induz a expressão do gene CPC. 3. A proteína CPC move-se para dentro do presuntivo pelo celular e impede WER de formar um complexo transcricional. 4. As células no córtex liberam um sinal dependente do gene JKD, que ativa a proteína SCM no presuntivo pelo celular. 5. A SCM ativada reprime WER. 6. Na ausência da atividade de WER, o GL2 não é expresso, o que leva à especificação do pelo da raiz. indicada. A diferenciação celular ocorre na zona de diferenciação, marcada pela formação de pelos

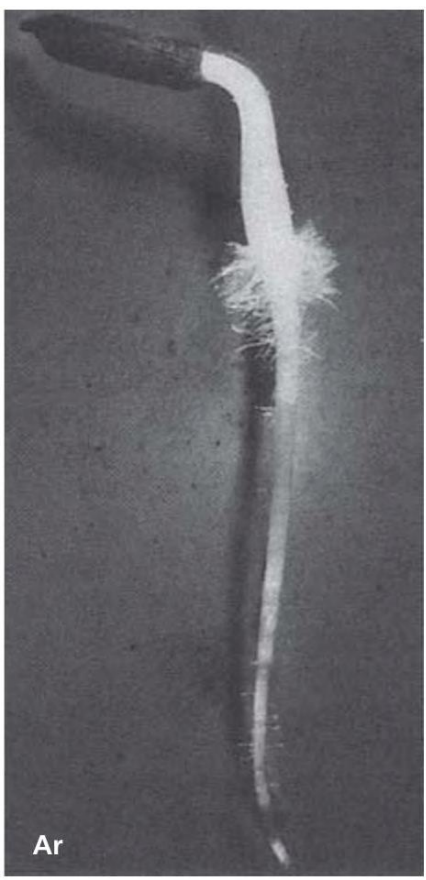
por tricoblastos. (B) A especificação do pelo da raiz em Arabidopsis envolve vários genes. TTG1, TRANSPARENT TESTA GLABRAI; GL3, GLABRAS; GL2, GLABRAZ; EGLS, ENHANCER OF GLABRAS; WER, WEREWOLF; CPC, CAPRICE; JKD, JACKDAW, SCM, SCRAMBLED.

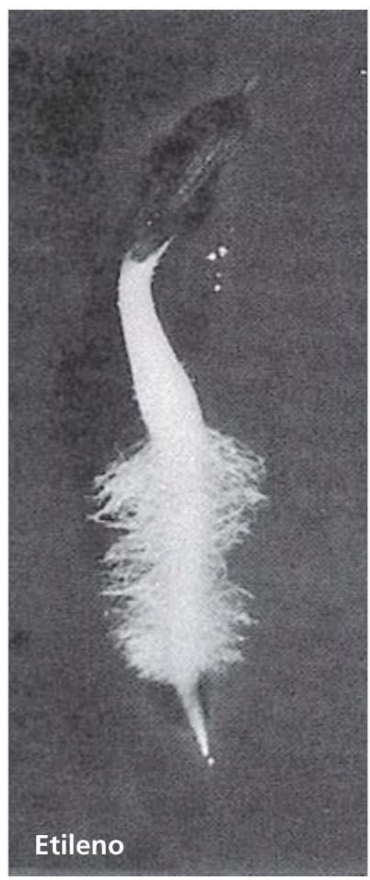
dicotiledôneas, assim como muitas monocotiledôneas) apresenta o Tipo I de desenvolvimento de pelos, no qual toda célula epidérmica da raiz pode potencialmente se diferenciar em um pelo (Figura 18.35A). Nas demais espécies, a epiderme consiste em uma mistura de células, algumas com o potencial de formar pelos (tricoblastos) e outras que não têm essa capacidade (atricoblastos). Essas espécies enquadram-se em duas categorias com base na localização do pelo da raiz. Nas plantas do Tipo II, que incluem as plantas vasculares primitivas Lycopodium, Selaginella e Eguisetum, a família das angiospermas basais, Nymphaeaceae (ninfeias), e algumas monocotiledôneas, os pelos emergem das células menores produzidas por uma divisão assimétrica no meristema da raiz (Figura 18.35B). O Tipo II de desenvolvimento de pelos é encontrado exclusivamente em Brassicacaceae. Em Arabidopsis, por exemplo, a epiderme da raiz consiste na alternância de filas de células que são tricoblastos ou atricoblastos (Figura 18.350). Portanto, o destino da célula tricoblástica do Tipo II é especificado no meristema. A identidade do tricoblasto nos meristemas de raízes de Arabidopsis é determinada pela interação de fatores de transcrição. Os fatores de transcrição WEREWOLF (WER), TRANSPARENT TESTA GLABRAI (TTG1), GLABRA3 (GL3) e ENHANCER OF GLABRAS (EGL3) formam um complexo que promove a expressão de GL2 e CAPRICE (CPC) no atricoblasto (ver Figura 18.34B). Nos tricoblastos, CPC desloca WER do complexo de fatores transcricionais, de modo que GL2 não é expresso. Além disso, a expressão de WER é suprimida nas células tricoblásticas via sinalização por um receptor tipo quinase SCRAMBLED (SCM). A identidade do tricoblasto também é promovida pelo JACKDAW (JKD), um fator de transcrição do tipo dedo de zinco, e por pequenos peptídeos de sinalização chamados fatores de crescimento do meristema da raiz. De acordo com uma hipótese, uma célula epidérmica da raiz desen(A) (B) | céluta do pelo da raiz Divisão celular assimétrica Tipo volve-se em um tricoblasto porque ela tem mais área de superfície em contato com duas células corticais, de modo que há mais peptídeos de sinalização para se ligarem ao receptor SCM (ver Figura 18.34B). Cada célula do pelo da raiz tem uma extensão longa similar a um dedo que geralmente cresce da base terminal da célula epidérmica (ver Figura 18.35). As células

estendem-se por crescimento apical e estão associadas a gradientes de cálcio similares aos dos tubos polínicos em crescimento (ver Capítulo 21). A saliência que forma o pelo nascente na base da célula epidérmica está correlacionada com o afrouxamento e a acidificação da parede celular. Contudo, já que a acidificação exógena não muda a posição da saliência, outros fatores endógenos devem estar envolvidos. A auxina e outros hormônios regulam o desenvolvimento do pelo da raiz Um transportador de auxina, ABCB4 em Arabidopsis, exerce um papel na emergência do pelo por meio da manutenção das concentrações intracelulares de auxina. O ABCB4 é um transportador de auxina reversível localizado nos tricoblastos. Em concentrações baixas de auxina, o ABCB4 funciona com um carregador de influxo, importando auxina e promovendo o crescimento do pelo. Assim que a concentração intracelular de auxina atinge um limiar, ABCB4 muda para o modo de efluxo, diminuindo, assim, a importação de auxina e moderando o crescimento do pelo radicular. O ABCB4, portanto, promove e regula o comprimento do pelo. O carregador de efluxo de auxina PIN2 está localizado nos tricoblastos e nos atricoblastos. Em paralelo, o transportador de auxina Figura 18.35 Três padrões da diferenciação do tricoblasto. (A) Tipo |, no qual todas as células epidérmicas têm o potencial para se tornar tricoblastos. (B) Tipo Il, no qual os tricoblastos resultam de uma divisão celular assimétrica. (C) Tipo Ill, no qual tricoblastos e atricoblastos ocorrem em filas alternadas de células. (De Bibikova e Gilroy, 2003.) (o Tipo III

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula Figura 18.36 Promoção da formação de pelos da raiz pelo etileno em plântulas de alface. Plântulas de 2 dias de idade foram tratadas com ar (à esquerda) ou 10 ppm de etileno (à direita) por 24 horas antes do registro da foto. Nota-se a profusão dos pelos nas raízes de plântulas tratadas com etileno. (De Abeles et al., 1992, cortesia de F. Abeles.) AUX1 do tipo simporte está localizado nos atricoblastos, que têm concentrações mais altas de auxina do que os tricoblastos. Os mutantes aux1 e pin? têm pelos menores, e os mutantes abcb4 têm pelos mais longos comparados com as plantas selvagens. Nas raízes tratadas com etileno, as células diferenciadas em pelos de raízes não recobrem a junção das células corticais e produzem pelos em locais anormais (Figura 18.36). Plântulas cultivadas na presença de inibidores de etileno (tais como o íon Ag?), assim como mutantes insensíveis ao etileno, mostram uma redução na formação do pelo. Essas observações sugerem que o etileno atua como um regulador positivo na diferenciação de pelos de raízes. Tem sido demonstrado que o ácido jasmônico também intensifica o crescimento do pelo, porém os brassinosteroides inibem esse crescimento, possivelmente pela inibição das respostas da auxina mediante aumento da expressão de AUX/AIA. A formação e a emergência da raiz lateral dependem de sinais endógenos e exógenos Nas gimnospermas e em muitas eudicotiledôneas, os primórdios da raiz lateral iniciam nas células do periciclo adjacentes aos polos do xilema. Entretanto, nas gramíneaEpiderme = —Célula cortical Endoderme Periciclo Estelo 547 Etileno as, os primórdios da raiz lateral formam-se nas células do periciclo e da endoderme adjacentes aos polos do floema. Na maioria das plantas, as divisões anticlinais nas células do periciclo precedem as divisões periclinais. Essas células dos primórdios das raízes laterais continuam a divisão celular e a expansão celular até que a nova raiz lateral surja através das camadas de células corticais e epidérmicas (Figura 18.37). A raiz lateral contém todos os tipos celulares da raiz primária, e o sistema vascular da raiz lateral é contínuo com o da raiz primária. As raízes laterais iniciam na zona de diferenciação da raiz primária (ver Figura 18.344). Figura 18.37 |. Desenvolvimento da raiz lateral. (A) Corte longitudinal da raiz. Divisões celulares anticlinais no periciclo iniciam a formação da raiz lateral. (B) Estágios de desenvolvimento da raiz lateral. O estágio | consiste em

uma única camada do periciclo. Durante o estágio II, as células do periciclo dividem-se periclinalmente para formar as camadas internas e externas. H Nos estágios Ill e IV, o primórdio da raiz lateral tem uma forma de cúpula, e as divisões periclinais e anticlinais continuam. No estágio V, as células corticais afrouxam-se, de modo que o primórdio da raiz lateral possa se expandir entre as células da raiz primária. No estágio VI, o primórdio da raiz lateral resgata os tecidos da raiz primária: camadas de células da epiderme, do parênquima cortical e da endoderme. No estágio VII, o estelo diferencia-se, as células epidérmicas separam-se e o primórdio da raiz lateral emerge. (De Petricka et al., 2012.) (B) ” EM Inicial do parênquima cortical e endoderme Epiderme Parênquima Inicial da cortical ——a coifa e á epiderme Sistema vascular Periciclo Centro quiescente Coifa Endoderme vil





 Enquanto os meristemas apicais das raízes primárias geralmente são determinados devido a uma combinação de fatores genéticos e ambientais (ver Tópico 18.11 na internet), aqueles das raízes laterais são indeterminados e essas raízes também podem formar ramificações, aumentando bastante a área de superfície total do sistema de raízes. Regiões de emergência da raiz lateral correspondem a regiões de atividade máxima da auxina Os primórdios das raízes laterais mais jovens em geral estão localizados próximos ao meristema apical. Contudo, o local de emergência da raiz lateral pode variar de acordo com fatores endógenos e exógenos. O sinal, ou sinais, que determina o local dos futuros primórdios das raízes laterais e inicia as primeiras divisões anticlinais ainda não foi determinado. Oscilações em auxina, pH, Ca?* e outros sinais ocorrem na zona de alongamento da raiz primária (ver Figura 18.344). Essas oscilações, e seus sinais a jusante, poderiam potencialmente explicar o padrão regular das raízes laterais normalmente observado, baseado na iniciação periódica dos primórdios da raiz (A) (B) 850 800 750 700 Luminescência (UDA/6 min) 650 l l l lateral. Os locais da emergência da raiz lateral têm sido correlacionados com regiões de atividade alta de auxina (Figura 18.38 A e B). Estudos genéticos têm identificado vários genes que fazem parte da rede reguladora para a iniciação da raiz lateral. Por exemplo, mutações no gene SHATTERPROOF alteram a ramificação periódica da raiz, e mutações em genes envolvidos na comunicação célula-célula alteram o espaçamento das raízes laterais. SOLITARY-ROOT (SLR)/ AIA14 é um repressor transcricional de genes responsivos à auxina que é importante para as divisões celulares periclinais nos primórdios da raiz lateral e é necessário para sua emergência. Mutantes de sinalização da auxina — tais como tirl/afb, axrl e muitos mutantes aux/aia — afetam a iniciação da raiz lateral e, portanto, têm um número reduzido de raízes laterais ou nenhuma raiz lateral. A auxina derivada da parte aérea é importante para a iniciação da raiz lateral, ao passo que a auxina derivada da raiz é necessária para a emergência da raiz lateral. Um dos locais previsíveis onde as raízes laterais emergem, que não é baseado na padronização periódica, está no ponto onde a raiz se curva. Seguindo os estímulos Figura 18.38 Os primórdios de raiz lateral

em Arabidopsis desenvolvem-se em locais onde a raiz se curva. Sítios de pré-ramificação formam-se na zona de oscilação imediatamente abaixo da zona de diferenciação. (A) Expressão do gene da luciferase acionado pelo promotor DR5 sensível à auxina em uma raiz de Arabidopsis. Os níveis de auxina flutuam ao longo do tempo, como indicado pela seta tracejada. O asterisco indica o sítio de pré-ramificação. ZO, zona de oscilação. (B) Os níveis de auxina medidos pela luminescência em duas raízes de Arabidopsis oscilam em um período de cerca de 6 horas. UDA, unidades digitais análogas. (C) Os máximos de auxina ao longo da raiz (áreas em azul-claro) correspondem aos locais de curvatura, formação da raiz lateral e emergência da raiz lateral. Os locais de formação de raízes laterais estão indicados pelas setas. (De Van Norman et al., 2013.)
(o) Horas 24

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 549 gravitrópicos (ou curvatura mecânica no laboratório), os primórdios da raiz lateral formam-se e emergem no lado externo da curva no local da curvatura (Figura 18.380). O estímulo da curvatura induz um aumento do Ca” e resulta em um aumento localizado na auxina que leva à iniciação da raiz lateral. Ao contrário da auxina, o etileno inibe o desenvolvimento da raiz lateral. As raízes laterais e as partes aéreas têm um ângulo no ponto de inserção gravitrópico O ângulo no qual órgãos gravitrópicos são mantidos com respeito à gravidade é conhecido como ângulo no ponto de inserção gravitrópico. Por convenção, uma raiz primária crescendo verticalmente para baixo tem um ângulo de O grau, enquanto o da raiz primária crescendo verticalmente para cima é de 180 graus. Assim que tenha desenvolvido uma zona de alongamento, a raiz lateral torna-se competente para responder à gravidade. Entretanto, seu ângulo no ponto de inserção gravitrópico é diferente ao da raiz primária. É comum para raízes laterais responsivas à gravidade crescerem em ângulos não verticais (entre O e 180º, ver FiFigura 18.39 O ângulo no ponto de inserção nos ramos das árvores cria padrões diferentes na arquitetura da árvore. gura 18.38). Em geral, se um ramo responsivo à gravidade (raiz ou caule) é mecanicamente deslocado, para cima ou para baixo de seu ângulo gravitrópico, ele terá crescimento trópico para mudar de volta àquele ângulo no ponto de inserção gravitrópico. Isso significa que raízes laterais com ângulos nos pontos de inserção não gravitrópicos podem ser negativamente gravitrópicas — isto é, crescer contra o vetor da gravidade. Por outro lado, ramos de caules não verticais podem ser positivamente gravitrópicos e crescer para baixo a favor do vetor da gravidade (Figura 18.39). Essa observação fornece uma demonstração simples de que a base mecanística para a manutenção do crescimento não vertical responsivo à gravidade não pode basear-se somente em diferenças na competência gravitrópica entre órgãos primários e laterais. Deve haver outro mecanismo não identificado que pode impulsionar o crescimento para cima nas raízes laterais e o crescimento para baixo nas partes aéreas laterais. RESUMO As sementes necessitam de reidratação e algumas vezes de tratamentos adicionais para germinar. Durante a germinação e o estabelecimento, as reservas nutritivas mantêm a plântula até ela

ser autotrófica, os tropismos auxiliarem a orientação das raizes e das partes aéreas, os sistemas vasculares e os pelos diferenciarem-se e as raízes laterais serem formadas. Estrutura da semente e A anatomia da semente varia amplamente em relação aos tipos e às distribuições de recursos nutritivos armazenados e à natureza da sua casca (Figura 18.1).

RESUMO

As sementes necessitam de reidratação e algumas vezes de tratamentos adicionais para germinar. Durante a germinação e o estabelecimento, as reservas nutritivas mantêm a plântula até ela ser autotrófica, os tropismos auxiliarem a orientação das raízes e das partes aéreas, os sistemas vasculares e os pelos diferenciarem-se e as raízes laterais serem formadas.

Estrutura da semente

- A anatomia da semente varia amplamente em relação aos tipos e às distribuições de recursos nutritivos armazenados e à natureza da sua casca (**Figura 18.1**).

Dormência da semente e A dormência da semente origina-se do próprio embrião ou dos tecidos adjacentes, tais como o endosperma e a casca da semente (Figura 18.2). * Sementes que não se tornam dormentes podem exibir germinação precoce e vivípara (Figuras 18.3, 18.4). e Os hormônios primários que regulam a dormência da semente são o ácido abscísico e as giberelinas (Figura 18.5). Liberação da dormência e A luz quebra a dormência em muitas sementes pequenas. e Algumas sementes necessitam de frio ou pós-maturação para quebrar a dormência (Figura 18.6). e Nitrato, óxido nítrico e fumaça podem quebrar a dormência. Germinação da semente e A germinação acontece em três fases relacionadas com a absorção de água (Figuras 18.7, 18.8). Mobilização das reservas armazenadas e A camada de aleurona dos cereais responde às giberelinas secretando enzimas hidrolíticas (incluindo a-amilase) para o endosperma circundante, disponibilizando o amido para o embrião (Figura 18.9). e As giberelinas secretadas pelo embrião também intensificam a transcrição do mRNA da a-amilase, a qual inicia a degradação do amido. e O receptor de giberelina GID1 promove a degradação de reguladores negativos da produção de a-amilase, incluindo as proteínas DELLA, regulando para cima, assim, as proteínas GA-MYB e a transcrição da a-amilase (Figuras 18.10, 18.11). e O ácido abscísico inibe a transcrição da a-amilase. Crescimento e estabelecimento da plântula Em concentrações ideais, a auxina promove o crescimento do caule e do coleóptilo e inibe o crescimento da raiz. Entretanto, acima de concentrações ideais, a auxina pode inibir o crescimento do caule e do coleóptilo (Figuras 18.12, 18.13). Tropismos: crescimento em resposta a estímulos direcionais e A redistribuição lateral de auxina permite que as plantas exibam gravitropismo (Figura 18.14). e A polarização da auxina necessita de energia e é independente da gravidade (Figuras 18.15, 18.16). e Estatólitos em estatócitos servem como sensores da gravidade nas coifas (raízes) (Figuras 18.17, 18.18). * A maior parte da auxina na raiz é derivada da parte aérea (Figura 18.19). e Uma raiz horizontal deslocada redireciona a auxina para o lado inferior, inibindo o crescimento nesse local. e O gravitropismo é possibilitado nos caules e em órgãos similares a caules nas eudicotiledôneas pelos estatólitos na bainha amilífera (Figuras 18.20, 18.21). e pHe Íons cálcio (Ca?*) atuam como

mensageiros secundários na sinalização que ocorre durante o gravitropismo (Figura 18.22). Fototropismo e Como no gravitropismo, o fototropismo envolve a redistribuição lateral de auxina (Figura 18.23). e A primeira etapa na curvatura fototrópica ocorre dentro de minutos de iluminação quando a fototropinal fosforila o transportador de auxina ABCB19 para inibir o transporte em direção à raiz (Figura 18.24). e O redirecionamento lateral de auxina no ápice da parte aérea inicia em menos de 30 minutos, e a curvatura inicia após cerca de 2 horas (Figura 18.24). Fotomorfogênese e A transição das plântulas da escotomorfogênese (desenvolvimento no escuro; i.e., subterrâneo) para a fotomorfogênese (desenvolvimento na presença de luz) ocorre no primeiro instante de luz (Figura 18.25). e Em partes aéreas estioladas, as giberelinas e os brassinosteroides inibem a fotomorfogênese (Figura 18.26). e Fitocromo, auxina e etileno regulam a abertura do gancho e a expansão celular lateral (Figuras 18.27, 18.28). Evitação da sombra e O fitocromo, um pigmento vermelho e vermelho-distante, sensibiliza as plantas a mudanças na qualidade da luz e medeia o crescimento em direção a ótimas condições de luz (Figuras 18.29, 18.30). e O aumento da tolerância ao adensamento (i.e., redução das respostas à evitação da sombra) aumentou a produtividade das culturas de milho (Figura 18.31). Diferenciação do sistema vascular e A auxina e a citocinina medeiam o desenvolvimento do sistema vascular (Figura 18.32). e Culturas celulares Zinnia elegans em suspensão têm sido utilizadas para estudar a regulação da diferenciação dos elementos traqueais in vitro (Figura 18.33). Crescimento e diferenciação da raiz e Pelos das raízes são células epidérmicas especializadas que alcançam a maturidade na zona de diferenciação do eixo da raiz (Figuras 18.34-18.36). e As raízes laterais iniciam no periciclo e emergem através das células corticais e epidérmicas (Figura 18.37). e As raízes laterais emergem nas regiões de atividade intensa de auxina e carotenoides (Figuras 18.38, 18.39). e As raízes laterais e as partes aéreas podem crescer a favor e contra o vetor de gravidade, de acordo com seus ângulos nos pontos de inserção gravitrópicos.

Dormência da semente

- A dormência da semente origina-se do próprio embrião ou dos tecidos adjacentes, tais como o endosperma e a casca da semente (**Figura 18.2**).
- Sementes que não se tornam dormentes podem exibir germinação precoce e vivípara (**Figuras 18.3, 18.4**).
- Os hormônios primários que regulam a dormência da semente são o ácido abscísico e as giberelinas (**Figura 18.5**).

Liberação da dormência

- A luz quebra a dormência em muitas sementes pequenas.
- Algumas sementes necessitam de frio ou pós-maturação para quebrar a dormência (**Figura 18.6**).
- Nitrato, óxido nítrico e fumaça podem quebrar a dormência.

Germinação da semente

- A germinação acontece em três fases relacionadas com a absorção de água (**Figuras 18.7, 18.8**).

Mobilização das reservas armazenadas

- A camada de aleurona dos cereais responde às giberelinas secretando enzimas hidrolíticas (incluindo α-amilase) para o endosperma circundante, disponibilizando o amido para o embrião (**Figura 18.9**).
- As giberelinas secretadas pelo embrião também intensificam a transcrição do mRNA da α-*amilase*, a qual inicia a degradação do amido.
- O receptor de giberelina GID1 promove a degradação de reguladores negativos da produção de α-amilase, incluindo as proteínas DELLA, regulando para cima, assim, as proteínas GA-MYB e a transcrição da α-amilase (**Figuras 18.10, 18.11**).
- O ácido abscísico inibe a transcrição da α-amilase.

Crescimento e estabelecimento da plântula

- Em concentrações ideais, a auxina promove o crescimento do caule e do coleóptilo e inibe o crescimento da raiz. Entretanto, acima de concentrações ideais, a auxina pode inibir o crescimento do caule e do coleóptilo (**Figuras 18.12, 18.13**).

Tropismos: crescimento em resposta a estímulos direcionais

- A redistribuição lateral de auxina permite que as plantas exibam gravitropismo (**Figura 18.14**).
- A polarização da auxina necessita de energia e é independente da gravidade (**Figuras 18.15, 18.16**).
- Estatólitos em estatócitos servem como sensores da gravidade nas coifas (raízes) (**Figuras 18.17, 18.18**).
- A maior parte da auxina na raiz é derivada da parte aérea (**Figura 18.19**).
- Uma raiz horizontal deslocada redireciona a auxina para o lado inferior, inibindo o crescimento nesse local.
- O gravitropismo é possibilitado nos caules e em órgãos similares a caules nas eudicotiledôneas pelos estatólitos na bainha amilífera (**Figuras 18.20, 18.21**).
- pH e íons cálcio (Ca^{2+}) atuam como mensageiros secundários na sinalização que ocorre durante o gravitropismo (**Figura 18.22**).

Fototropismo

- Como no gravitropismo, o fototropismo envolve a redistribuição lateral de auxina (**Figura 18.23**).
- A primeira etapa na curvatura fototrópica ocorre dentro de minutos de iluminação quando a fototropina1 fosforila o transportador de auxina ABCB19 para inibir o transporte em direção à raiz (**Figura 18.24**).
- O redirecionamento lateral de auxina no ápice da parte aérea inicia em menos de 30 minutos, e a curvatura inicia após cerca de 2 horas (**Figura 18.24**).

Fotomorfogênese

- A transição das plântulas da escotomorfogênese (desenvolvimento no escuro; i.e., subterrâneo) para a fotomorfogênese (desenvolvimento na presença de luz) ocorre no primeiro instante de luz (**Figura 18.25**).
- Em partes aéreas estioladas, as giberelinas e os brassinosteroides inibem a fotomorfogênese (**Figura 18.26**).
- Fitocromo, auxina e etileno regulam a abertura do gancho e a expansão celular lateral (**Figuras 18.27, 18.28**).

Evitação da sombra

- O fitocromo, um pigmento vermelho e vermelho-distante, sensibiliza as plantas a mudanças na qualidade da luz e medeia o crescimento em direção a ótimas condições de luz (**Figuras 18.29, 18.30**).
- O aumento da tolerância ao adensamento (i.e., redução das respostas à evitação da sombra) aumentou a produtividade das culturas de milho (**Figura 18.31**).

Diferenciação do sistema vascular

- A auxina e a citocinina medeiam o desenvolvimento do sistema vascular (**Figura 18.32**).
- Culturas celulares *Zinnia elegans* em suspensão têm sido utilizadas para estudar a regulação da diferenciação dos elementos traqueais *in vitro* (**Figura 18.33**).

Crescimento e diferenciação da raiz

- Pelos das raízes são células epidérmicas especializadas que alcançam a maturidade na zona de diferenciação do eixo da raiz (**Figuras 18.34-18.36**).
- As raízes laterais iniciam no pericíclo e emergem através das células corticais e epidérmicas (**Figura 18.37**).
- As raízes laterais emergem nas regiões de atividade intensa de auxina e carotenoides (**Figuras 18.38, 18.39**).
- As raízes laterais e as partes aéreas podem crescer a favor e contra o vetor de gravidade, de acordo com seus ângulos nos pontos de inserção gravitrópicos.

Capítulo 18 e Dormência e Germinação da Semente e Estabelecimento da Plântula 551 MATERIAL DA INTERNET e Tópico 18.1 A evolução das sementes As mudanças na anatomia da semente desde de pteridófitas extintas até as angiospermas estão descritas. Tópico 18.2 O crescimento da plântula pode ser dividido em dois tipos: epígeo e hipógeo Exemplos do estabelecimento de plântulas epígeas versus hipógeas estão ilustrados. Tópico 18.3 As sementes exibem dormência primária e secundária A dormência secundária pode ser observada na natureza nos ciclos de dormência de sementes de espécies anuais de dicotiledônicas indesejáveis. Tópico 18.4 A fase Ill da germinação pode ser um processo de uma ou duas etapas A fase Ill da germinação pode ser um processo de uma etapa, em que a radícula emerge imediatamente após a ruptura da casca da semente, ou pode envolver duas etapas, em que o endosperma acaba enfraquecendo antes que a radícula possa emergir. Tópico 18.5 Tigmotropismo, gravitropismo e circunutação são sinais integrados A síndrome “wavy root”, demonstrada pela primeira vez por Charles Darwin no The Power of Movement in Plants, é um bom exemplo da integração da sinalização do gravitropismo, do tigmotropismo e da circunutação. e Tópico 18.6 As raízes exibem fototropismo negativo A luz azul medeia o fototropismo negativo nas raízes. e Tópico 18.7 A luz azul causa a reorientação dos microtúbulos corticais na direção longitudinal Após a exposição dos hipocótilos à luz azul unilateral, novos microtúbulos são formados em menos de um minuto, sendo orientados longitudinalmente e em paralelo ao eixo do hipocótilo. Tópico 18.8 O fitocromo e o criptocromo contribuem para o fototropismo A ligação molecular entre PHYA e PHOT1 é PHYTOCHROME KINASE SUBSTRATE 1 (PKS1). Tópico 18.9 A evitação da sombra é regulada por criptocromos, auxinas e brassinosteroides Além do criptocromo, auxina e brassinosteroides são necessários para o alongamento do hipocótilo nas plântulas sob uma condição de baixa luz azul. Tópico 18.10 As respostas do fitocromo demonstram variação ecotípica Estudos das respostas à luz em Arabidopsis e milho revelaram uma imensa variação ecotípica, tanto na fisiologia de suas respostas quanto nas famílias gênicas dos fitocromos. Tópico 18.11 A manutenção da atividade do meristema é crucial para o estabelecimento da plântula Pequenos peptídeos sinais CLAVATA CLE79 e CLE40 são expressos nas raízes

e promovem a manutenção do meristema. Leituras sugeridas Baldwin, K. L. Strohm, A. K, and Masson, P. H. (2013) Gravity sensing and signal transduction in vascular plant primary roots. Am. J. Bot. 100: 126-142. Bewley, J. D., Bradford, K.J., Hilhorst, H. W. M, and Nonogaki, H. (2013) Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3“ ed. Springer, New York. Casal, J.J. (2013) Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. Annu. Rev. Plant Biol. 64: 403-427. Finch-Savage, W. E. and Leubner-Metzger, G. (2006) Seed dormancy and the control of germination. New Phytol. 171: 501-523 Graeber, K., Kakabayashi, K., Miatton, E. Leubner-Metzger, G,, and Soppe, W.].J. (2012) Molecular mechanisms of seed dormancy. Plant Cell Environ. 35: 1769-1786. Lacayo, €. I, Malkin, A.]. Holman, H.Y. N, Chen, L, Ding, S.Y., Hwang, M.S, and Thelen, M. P. (2010) Imaging cell wall architecture in single Zinnia elegans tracheary elements. Plant Physiol. 154: 1211383. Lia, Y.-C., Rena, J.-P., Cho, M.-]., Zhou, S.-M., Kim, Y.-B., Guo, H.X, Wong,].H, Niu, H.-B, Kim, H.-K, Morigasaki, S., et al. (2009) The level of expression of thioredoxin is linked to fundamental properties and applications of wheat seeds. Mol. Plant 2: 430-441. Migliaccio, F., Tassone, P. and Fortunati, A. (2013) Circumnutation as an autonomous root movement in plants. Am. J. Bot. 100: 4-183. Novo-Uzal, E., Fernández-Pérez, F., Herrero, J., Gutiérrez, J., Gómez-Ros, L. V., Ángeles Bernal, M,, Diaz, J., Cuello, J., Pomar, F. and Ángeles Pedreno, M. (2013) From Zinnia to Arabidopsis: Approaching the involvement of peroxidases in lignification. J. Exp. Bot. 64: 3499-3518. Palmieri, M., and Kiss, J. Z. (2007) The role of plastids in gravitropism. In The Structure and Function of Plastids, R. R. Wise, and J. K. Hoober, eds., Springer, Berlin, pp. 507-525. Petricka, J.J. Winter, C. M, and Benfey, P. N. (2012) Control of Arabidopsis root development. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 563-590. Sawchuk, M. G., Edgar, A, and Scarpella, E. (2013) Patterning of leaf vein networks by convergent auxin transport pathways. PLOS Genet. 9: 1-13.

MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 18.1 A evolução das sementes** As mudanças na anatomia da semente desde de pteridófitas extintas até as angiospermas estão descritas.
- **Tópico 18.2 O crescimento da plântula pode ser dividido em dois tipos: epígeo e hipógeo** Exemplos do estabelecimento de plântulas epígeas *versus* hipógeas estão ilustrados.
- **Tópico 18.3 As sementes exibem dormência primária e secundária** A dormência secundária pode ser observada na natureza nos ciclos de dormência de sementes de espécies anuais de dicotiledônicas indesejáveis.
- **Tópico 18.4 A fase III da germinação pode ser um processo de uma ou duas etapas** A fase III da germinação pode ser um processo de uma etapa, em que a radícula emerge imediatamente após a ruptura da casca da semente, ou pode envolver duas etapas, em que o endosperma acaba enfraquecendo antes que a radícula possa emergir.
- **Tópico 18.5 Tigmotropismo, gravitropismo e circunutação são sinais integrados** A síndrome "*wavy root*", demonstrada pela primeira vez por Charles Darwin no *The Power of Movement in Plants*, é um bom exemplo da integração da sinalização do gravitropismo, do tigmotropismo e da circunutação.
- **Tópico 18.6 As raízes exibem fototropismo negativo** A luz azul medeia o fototropismo negativo nas raízes.
- **Tópico 18.7 A luz azul causa a reorientação dos microtúbulos corticais na direção longitudinal** Após a exposição dos hipocótilos à luz azul unilateral, novos microtúbulos são formados em menos de um minuto, sendo orientados longitudinalmente e em paralelo ao eixo do hipocótilo.
- **Tópico 18.8 O fitocromo e o criptocromo contribuem para o fototropismo** A ligação molecular entre PHYA e PHOT1 é PHYTOCHROME KINASE SUBSTRATE 1 (PKS1).
- **Tópico 18.9 A evitação da sombra é regulada por criptocromos, auxinas e brassinosteroides** Além do criptocromo, auxina e brassinosteroides são necessários para o alongamento do hipocótilo nas plântulas sob uma condição de baixa luz azul.
- **Tópico 18.10 As respostas do fitocromo demonstram variação ecotípica** Estudos das respostas à luz em *Arabidopsis* e milho revelaram uma imensa variação ecotípica, tanto na fisiologia de suas respostas quanto nas famílias gênicas dos fitocromos.
- **Tópico 18.11 A manutenção da atividade do meristema é crucial para o estabelecimento da plântula** Pequenos peptídeos sinais CLAVATA *CLE19* e *CLE40* são expressos nas raízes e promovem a manutenção do meristema.

 Van Norman, J. M., Xuan, W. Beeckman, T. and Benfey, P. N. Van Norman, J. M., Zhang, J., Cazzonelli, C. I., Pogson, B.J., (2014) Periodic root branching in Arabidopsis requires Harrison, P.J., Bugg, T. D. H., Chan, K. X., Thompson, A. J., synthesis of an uncharacterized carotenoid de-rivative. and Benfey, P. N. (2013) To branch or not to branch: The Proc. Natl. Acad. Sci USA 111(13): E1300-E1309. DOI: role of pre-patterning in lateral root formation. Development 10.1073/pnas.1403016111 140: 4301-4310.

Crescimento Vegetativo e Organogênese E so: a embriogênese e o estabelecimento da plântula desempenhem papéis fundamentais na polaridade básica e nos eixos de crescimento da planta, muitos outros aspectos da forma vegetal refletem processos de desenvolvimento que ocorrem após o estabelecimento da plântula. Para a maioria das plantas, a arquitetura do caule depende fundamentalmente da produção regulada de órgãos laterais determinados, como folhas, bem como da formação e crescimento de sistemas de ramos indeterminados. Os sistemas de raízes, embora geralmente escondidos da visão, têm níveis comparáveis de complexidade que resultam da formação regulada e da emergência de raízes laterais indeterminadas (ver Capítulo 18). Além disso, o crescimento secundário é a característica definidora do crescimento vegetativo de perenes lenhosas, proporcionando a sustentação estrutural que permite às árvores crescerem em altura. Neste capítulo, são considerados os mecanismos moleculares que dão suporte a esses padrões de crescimento. Como a embriogênese, a organogênese vegetativa e o crescimento secundário dependem de diferenças locais nas interações e na retroalimentação reguladora entre hormônios, que desencadeiam programas complexos de expressão gênica que governam aspectos específicos do desenvolvimento de órgãos. Desenvolvimento da folha Morfologicamente, a folha é o mais variável de todos os órgãos vegetais. Filoma é o termo coletivo para todo tipo de folha em uma planta, incluindo estruturas que se desenvolveram a partir de folhas. Os filomas abrangem as folhas vegetativas fotossintéticas (o que em geral se entende por “folhas”), as escamas protetoras de gemas, as brácteas (folhas associadas a inflorescências ou flores) e os órgãos florais. Em angiospermas, a parte principal da folha vegetativa é expandida em uma estrutura plana, o limbo, ou lâmina. O aparecimento de uma lâmina plana nas espermatófitas, da metade para o final do Devoniano, foi um evento-chave na evolução foliar. A lâmina plana maximiza a captura de luz e também cria dois domínios foliares distintos: adaxial (superfície superior) e abaxial (superfície inferior) (Figura 19.1). Vários tipos de folhas desenvolveram-se com base em sua estrutura foliar adaxial-abaxial (ver Tópico 19.1 na internet). Na maioria das folhas, a lâmina foliar está fixada ao caule por um pedúnculo denominado pecíolo. No entanto, algumas espécies possuem folhas sésseis, com a lâmina

foliar fixada diretamente ao caule (ver Figura 19.1B). Na maioria das monocotiledôneas e em certas eudicotiledôneas, a base da

554 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) Estrutura da parte aérea e polaridade foliar Apical A Meristema apical Distal Adaxial Pecíolo . Proximal Gema axilar Y Basal (C) Folhas compostas Folíolo Raque Trifoliolada Palmada Figura 19.1 Visão geral da estrutura foliar. (A) Estrutura da parte aérea, mostrando três tipos de polaridade foliar: adaxial-abaxial, distal-proximal e nervura mediana-margem. (B) Exemplos de folhas folha é expandida em uma bainha ao redor do caule. Muitas eudicotiledôneas têm estípulas, pequenas emergências dos primórdios foliares, localizadas no lado abaxial da base foliar. As estípulas protegem as folhas jovens em desenvolvimento e são sítios de síntese de auxina durante o desenvolvimento inicial da folha. As folhas podem ser simples ou compostas (ver Figuras 19.1B e C). Uma folha simples tem uma lâmina, ao passo que uma folha composta tem duas ou mais lâminas, os folíolos, fixados a um eixo comum, ou raque. Algumas folhas, como as folhas adultas de algumas espécies de Acacia, carecem de uma lâmina e, em seu lugar, possuem um pecíolo achatado simulando uma lâmina, o filódio. Em algumas plantas, os próprios caules apresentam-se achatados como lâminas e são chamados de cladódios, como em Opuntia (Cactaceae). A discussão inicia pelo desenvolvimento da folha com a produção dos primórdios foliares. Após, examina-se a formação da lâmina em folhas simples, que envolve a expansão marginal de tecidos foliares, a diferenciação em domínios adaxial e abaxial, bem como a morfogênese ao longo do eixo (B) Folhas simples . mediana Pecíolo =. Estípula (sem pecíolo) Ae yite vê Paripinada Bipinada Tripinada simples. As variações na estrutura de hipofilos incluem a presença ou a ausência de estípulas e pecíolos, e bainhas foliares. (C) Exemplos de folhas compostas. proximal-distal. As folhas compostas são produzidas por variações dessas rotas de desenvolvimento. Finalmente, discute-se a respeito das redes gênicas e dos sinais hormonais que controlam o desenvolvimento das células especializadas da epiderme e do sistema vascular. Estabelecimento da polaridade foliar Todas as folhas e as folhas modificadas começam como pequenas protuberâncias, denominadas primórdios, nos lados do meristema apical do caule (MAC) (ver Capítulo 17). Todos os MACSs em plantas superiores compartilham uma estrutura comum: um domínio central, frequentemente cupuliforme, circundado por vários primórdios emergentes, que

podem ser primórdios foliares ou, no caso de um meristema de inflorescência, primórdios florais. As células centrais do meristema apical são consideradas indiferenciadas e pluripotentes. Todavia, como foi visto no Capítulo 17, as células do MAC são organizadas em três camadas de tecidos mais ou menos estáveis — L1, L2 e L3 -, embora, em algumas espécies, como o milho (Zea mays), não exista a L3. Essas camadas de tecidos podem ser posteriormente demarcadas em

(A) (B) - Taxa do ciclo celular. Baixa MD MM Alta Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese 555 Figura 19.2 Corte longitudinal do meristema da inflorescência de Arabidopsis e diagramas mostrando sua organização funcional. (A) Fotomicrografia do meristema da inflorescência de Arabidopsis, mostrando a localização da expressão do gene CLAVATAS (CLV3) (mancha marrom) (ver Capítulo 17). (B) Zonação anatômica do meristema da inflorescência, mostrando a zona central (ZC), a zona periférica (ZP), o primórdio floral (P), a inicial do primórdio floral (1), as camadas L1L3, a flor e a zona medular (ZM). (C) Variações espaciais na taxa de divisão celular (indicada pela barra colorida), mostrando taxas mais altas nos primórdios florais. (D) Distribuição proposta dos três principais hormônios (auxina, citocinina e giberelinas), bem como os sítios do transporte de auxina, esgotamento de auxina e degradação de giberelina (GA). (De Besnard et al., 2011.) adiante, neste capítulo, a canalização da auxina será discutida com mais detalhes.) Outros hormônios, como citocinina, giberelinas e brassinosteroides, também E Auxina EB Citocinina * Giberelina « Transporte de auxina =» Esgotamento de auxina *. Degradação de GA desempenham papéis fundamentais na manutenção da estrutura e da atividade do MAC. As distribuições de auxina, citotrês zonas histológicas: zona central (ZC), zona periférica (ZP) e zona medular (ZM) (Figura 19.2A e B). Em grande parte, a informação da posição determina o destino das células no MAC. As taxas mais altas de divisão celular no meristema da inflorescência de Arabidopsis, por exemplo, são encontradas no primórdio (P) e no inicial do primórdio (1), seguidas pela ZP e pela ZC (Figura 19.20). A posição também determina os padrões de sinalização intracelular e intercelular. Conforme discutido no Capítulo 17, as diferentes zonas histológicas exibem padrões distintivos de expressão gênica que mantêm o MAC em crescimento como uma estrutura estável. Os sinais hormonais exercem papéis fundamentais na regulação da emergência dos primórdios foliares Conforme discutido no Capítulo 17, o transporte polar de auxina na camada L1 do MAC é essencial para a emergência dos primórdios foliares e é responsável pela filotaxia (padrão de emergência foliar a partir do caule; ver Figura 17.32). Quando cultivados na presença de inibidores do transporte de auxina, os ápices caulinares não conseguem formar primórdios; a adição de auxina ao MAC provoca

a indução de primórdios no local da aplicação. A síntese de auxina via rota de YUCCA (ver Capítulo 15) gera gradientes de concentração de auxina que, por sua vez, regulam a expressão e a distribuição assimétrica de transportadores PIN de efluxo de auxina para aumentar ou canalizar as correntes localizadas de transporte polar de auxina. (Mais cinina e giberelinas no MAC são mostradas na Figura 19.2D. Recentemente foi demonstrado que a iniciação dos primórdios foliares depende da luz de uma maneira independente da fotossíntese; os ápices do tomateiro e de Arabidopsis cessam a produção de novos primórdios foliares quando as plantas são cultivadas no escuro. Essa cessação está correlacionada com o decréscimo da síntese de auxina e a perda da localização polar de PINI no MAC. No entanto, uma vez que a iniciação do órgão em ápices cultivados no escuro pode ser restaurada somente após a aplicação de auxina e citocinina, é possível que a citocinina esteja envolvida em uma rota de iniciação foliar dependente da luz. O fitocromo B tem sido implicado como o fotorreceptor envolvido na resposta à luz (ver Capítulo 16) à medida que ele regula a síntese de auxina e os níveis gerais desse hormônio na planta. Além dos sinais hormonais, foi demonstrado que o estresse mecânico no MAC altera as disposições dos microtúbulos, assim como a distribuição de PIN1, o que pode afetar a iniciação dos primórdios foliares (ver Tópico 19.2 na internet). Um sinal do meristema apical do caule inicia a polaridade adaxial-abaxial Já que os primórdios foliares se desenvolvem a partir de um grupo de células no flanco do MAC, as folhas possuem relações de posição inerentes a esse meristema: o lado adaxial de um primórdio foliar é derivado de células adjacentes ao MAC, enquanto o lado abaxial é derivado de células mais distantes. Estudos microcirúrgicos realizados na década de

556 Crescimento e Desenvolvimento EN no! Unidade Ill ss 74 (A) (B) Incisão Duas incisões transversal marginais única Figura 19.3 Experimento microcirúrgico demonstrando a influência do MAC sobre o desenvolvimento adaxial-abaxial do primórdio foliar (P) na batata (Solanum tuberosum). (A) Uma inicial do primórdio (l) isolada do MAC por uma incisão transversal cresce radialmente e contém apenas tecidos abaxiais. (B) Uma inicial do primórdio (|) que não foi isolada completamente do MAC mostra simetria adaxial-abaxial normal. (De Sussex, 1951.) 1950 demonstraram que é necessário algum tipo de comunicação entre o MAC e o primórdio foliar para o estabelecimento da polaridade adaxial-abaxial. Por exemplo, uma incisão transversal isolando o MAC da inicial do primórdio (1) fez a inicial se desenvolver radialmente, sem formar qualquer tecido adaxial (Figura 19.34). A "folha" resultante era cilíndrica e continha apenas tecidos abaxiais (ela foi abaxializada). Contudo, duas incisões marginais que não impediram a comunicação entre o MAC e a inicial do primórdio levaram ao desenvolvimento da simetria adaxial-abaxial normal (Figura 19.3B). Refinamentos posteriores desses experimentos cirúrgicos, usando técnica de ablação a laser e microdissecação, produziram resultados similares, sugerindo que um sinal do MAC é necessário para a especificação ou a manutenção da identidade adaxial. Todavia, a natureza desse sinal permanece um enigma. Genes ARP promovem a identidade adaxial e reprimem o gene KNOX71 As ideias sobre a base molecular da identidade adaxial e abaxial vieram da análise dos mutantes de perda de função phantastica (phan) em boca-de-leão (Antirrhinum majus) (Figura 19.4A). Desde então, os mutantes phan têm (A) (B) sido encontrados em outras espécies, incluindo Arabidopsis e tabaco. Os mutantes phan produzem folhas com a simetria adaxial-abaxial alterada, variando de folhas abaxializadas semelhantes a acículas, que não produzem lâmina, até folhas com lâminas exibindo um mosaico de caracteres adaxial e abaxial (Figura 19.4B). O gene PHAN de Antirrhinum e seus ortólogos, como ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1) em Arabidopsis, codificam fatores de transcrição da classe MYB referidos como da família ARP (ASYMMETRIC LEAVES1 [ASI], ROUGH SHEATH? [RS2] e PHAN). Os genes ARP, pelo menos em parte, ajudam a manter a repressão dos genes KNOX1 (KNOTTEDI-LIKE HOMEOBOX) na folha em desenvolvimento (Figura 19.5A). A regulação para baixo (down

regulation) dos genes KNOX nos primórdios foliares, que ocorre inicialmente em resposta à acumulação focalizada de auxina nos sítios de iniciação foliar, é necessária para o desenvolvimento adaxial e essencial para a padronização normal adaxial-abaxial da folha em muitas espécies. A importância dessa regulação para baixo é exemplificada pelas folhas anormais de mutantes phan e asi, bem como de plantas com mutações do gene KNOX que impedem a regulação para baixo normal da expressão do gene KNOX em folhas. Em Arabidopsis, no entanto, as mutações em AS] isoladamente não afetam a polaridade abaxial-adaxial e, portanto, outros fatores parecem estar envolvidos. Visto que os genes ARP são expressos uniformemente nos primórdios foliares, assume-se que seu papel na especificação do destino adaxial depende da interação com parceiros proteicos. Uma grande parte do funcionamento da proteína KNOXI revela-se mediada por seus efeitos inibidores sobre os níveis de giberelina no MAC (ver Capítulo 17; Figura 17.31). Enquanto atuam para inibir a biossíntese da giberelina e promover sua inativação, os fatores de transcrição KNOX também ativam o gene biossintético da citocinina ISOPENTENYL TRANSFERASE7 (IPT7), que aumenta os níveis de citocinina. O desenvolvimento foliar adaxial requer os fatores de transcrição HD-ZIP III O desenvolvimento adaxial também depende fundamentalmente de um grupo de fatores de transcrição conhecidos como proteínas HD-ZIP II, assim chamadas Figura 19.4 Efeitos de mutantes phan na morfologia foliar em Antirrhinum majus. (A) Parte aérea vegetativa de uma planta do tipo selvagem com folhas normais. (B) Parte aérea vegetativa de um mutante phan com folhas estreitas (e), semelhantes a acículas (s-a) e em mosaico (m). (De Waites e Hudson, 1995.)

(A) Polaridade foliar 557 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese Distal Adaxial Abaxial HD-ZIPIlIs YABBYs Lâmina | | KANADIs AS1 ETT/ARF4 (B) Crescimento da margem foliar Lado adaxial HD-ZIPIIL || YAB A miR166 ARF3/4 Lado abaxial devido à presença de um homeodomínio de ligação ao DNA e um domínio de dimerização zíper de leucina. Os fatores de transcrição HD-ZIP II também são distinguidos por um domínio putativo de ligação a lipídeo/ esterol, sugerindo que sua atividade poderia ser regulada por tipos de moléculas sinalizadoras atualmente desconhecidas em plantas. Esses fatores de transcrição também representam um motivo com sequência conservada que medeia interações proteína-proteína, fornecendo uma possibilidade adicional para a regulação de sua atividade. A expressão dos genes HD-ZIP II, como PHABULOSA (PHB) e PHAVOLUTA (PHV), em geral é limitada aos domínios adaxiais dos primórdios foliares (ver Figura Zona dos PRS hipofilos Meristema limítrofe MAC KNOXI Proximal Figura 19.5 Redes de genes que regulam a polaridade foliar. (A) Regulação da polaridade proximal-distal. Diversos genes envolvidos na padronização proximal-distal interagem com genes específicos na rede gênica abaxial-adaxial. (B) Redes de genes envolvidos no crescimento da margem foliar e na polaridade adaxial-abaxial. MAC, meristema apical do caule. (Ver texto para discussão.) (A de Townsley e Sinha, 2012; B de Fukushima e Hasebe, 2013.) 19.54). Quando esses genes são expressos anormalmente por toda a folha, como ocorre em alguns mutantes phb e pho, os tecidos abaxiais adquirem características adaxiais. Por exemplo, em mutante nos quais PHB é expresso ectopicamente nos domínios abaxiais da folha, as gemas axilares, normalmente limitadas ao lado adaxial da base foliar, agora se formam em ambos os lados. Inversamente, as mutações que bloqueiam o funcionamento dos genes PHB e PHV em seus domínios de expressão normais adaxiais levam à perda de caracteres adaxiais, mas somente se a atividade de ambos os genes for bloqueada. Juntos, esses resultados sugerem que PHB e PHV atuam de forma redundante para promover as identidades adaxiais em tecidos onde eles são expressos.

Abaxial
Adaxial

 A expressão dos genes HD-ZIP III é antagonizada por miR166 nas regiões abaxiais da folha Uma vez que os genes HD-ZIP HI promovem a aquisição de uma identidade adaxial naqueles tecidos onde são expressos, por alguma razão sua expressão pode ser suprimida nas regiões abaxiais da folha em desenvolvimento. Buscando explicar essa expressão restrita, várias análises têm envolvido uma classe de pequenos RNAs reguladores conhecidos como micro-RNAs (ou miRs). Um microRNA inibe a expressão de seu gene-alvo mediante pareamento de bases com uma sequência complementar no transcrito do gene, desencadeando, assim, a degradação do mRNA ou bloqueando sua tradução (ver Capítulo 2). Foi demonstrado que a expressão de miR166 nas regiões abaxiais dos primórdios foliares reduz os níveis de transcritos de PHB e PHV, permitindo, desse modo, padrões de desenvolvimento abaxial normais (Figura 19.5B). O antagonismo entre HD-ZIP HI e miR166 exerce múltiplos papéis nos diferentes processos de padronização, incluindo a diferenciação do sistema vascular, o desenvolvimento da endoderme na raiz e a manutenção do MAC. O antagonismo entre KANADI e HD-ZIP III é um determinante-chave da polaridade foliar adaxial-abaxial Os fatores de transcrição na família KANADI desempenham um papel central na especificação da identidade celular abaxial. Os genes KANADI parecem ter funções sobrepostas com os genes YABBY (discutidos a seguir), com a perda de identidade abaxial mais drástica sendo observada quando as mutações de perda de função dos dois tipos de genes estão combinadas. Inversamente, a formação anormal de tecidos abaxiais é observada quando os genes KANADI são superexpressos. Embora não esteja totalmente esclarecido como os fatores de transcrição KANADI promovem a identidade abaxial, os embriões jovens deficientes na atividade de KANADI exibem mudanças na distribuição polar dos transportadores PIN de efluxo da auxina que precedem qualquer manifestação de mudanças no desenvolvimento. A sugestão de que o desenvolvimento abaxial está intimamente acoplado ao transporte polar de auxina é reforçada pela observação de que os membros da família de genes do AUXIN RESPONSE FACTOR (FATOR DE RESPOSTA À AUXINA), ARF3 e ARF4, são requeridos para o estabelecimento normal do destino abaxial (ver Figura 19.5B e Capítulo 15). Os genes KANADI e os genes HD-ZIP

III exercem papéis antagônicos na padronização adaxial-abaxial, tanto nas folhas quanto na estrutura vascular (ver Figura 19.5B). A família de genes YABBY de fatores de transcrição, denominada em alusão ao lagostim de água doce australiano, parece atuar de maneira redundante com os genes KANADI. Mutantes dos genes YABBY figuraram entre os primeiros mutantes da polaridade foliar descobertos em Arabidopsis. O primeiro membro identificado dessa família de genes, CRABS CLAW (CRC), foi definido pelo fenótipo de seu mutante de perda de função em Arabidopsis, em que a organização dos carpelos (partes da flor) é perturbada. A atividade mais geral dos genes YABBY de Arabidopsis é revelada quando as mutações que afetam vários membros dessa família são combinadas. Esses mutantes múltiplos têm órgãos florais e órgãos vegetativos semelhantes a folhas defeituosos, nos quais os caracteres abaxiais foram substituídos por caracteres adaxiais, sugerindo que há redundância funcional entre os membros da família de genes YABBY. A atividade de promoção abaxial dos genes YABBY é sustentada mais adiante pelos fenótipos de plantas em que os genes YABBY são superexpressos. Tais plantas exibem formação ectópica de tecidos abaxiais e, em algumas circunstâncias, perda do MAC. A despeito de sua ação redundante com genes KANADI a função dos genes YABBY é mais enigmática e parece estar associada predominantemente ao crescimento. No milho, por exemplo, os genes YABBY são expressos no domínio foliar adaxial e, portanto, considera-se que seu papel nessa espécie seja o de promover o crescimento da lâmina em vez da abaxialização. As interações entre tecidos adaxiais e abaxiais são requeridas para o crescimento da lâmina Conforme descrito anteriormente, primórdios abaxializados produzidos cirurgicamente, isolando primórdios oriundos do meristema apical, não conseguem formar lâminas foliares (ver Figura 19.3). Do mesmo modo, em mutantes phan, os primórdios foliares sem tecidos adaxiais desenvolvem-se em folhas semelhantes a acículas. Juntas, essas observações sugerem que o desenvolvimento da lâmina requer tecidos adaxiais e abaxiais. Na verdade, as folhas em mosaico às vezes produzidas pelos mutantes phan têm saliências laminares denominadas cristas da lámina, formadas especificamente nos limites dos domínios adaxial e abaxial (Figura 19.6). Tem sido proposto que o crescimento lateral normal da lâmina foliar é induzido por interações entre tipos de tecidos adaxiais e abaxiais distintos. De acordo com esse modelo, a

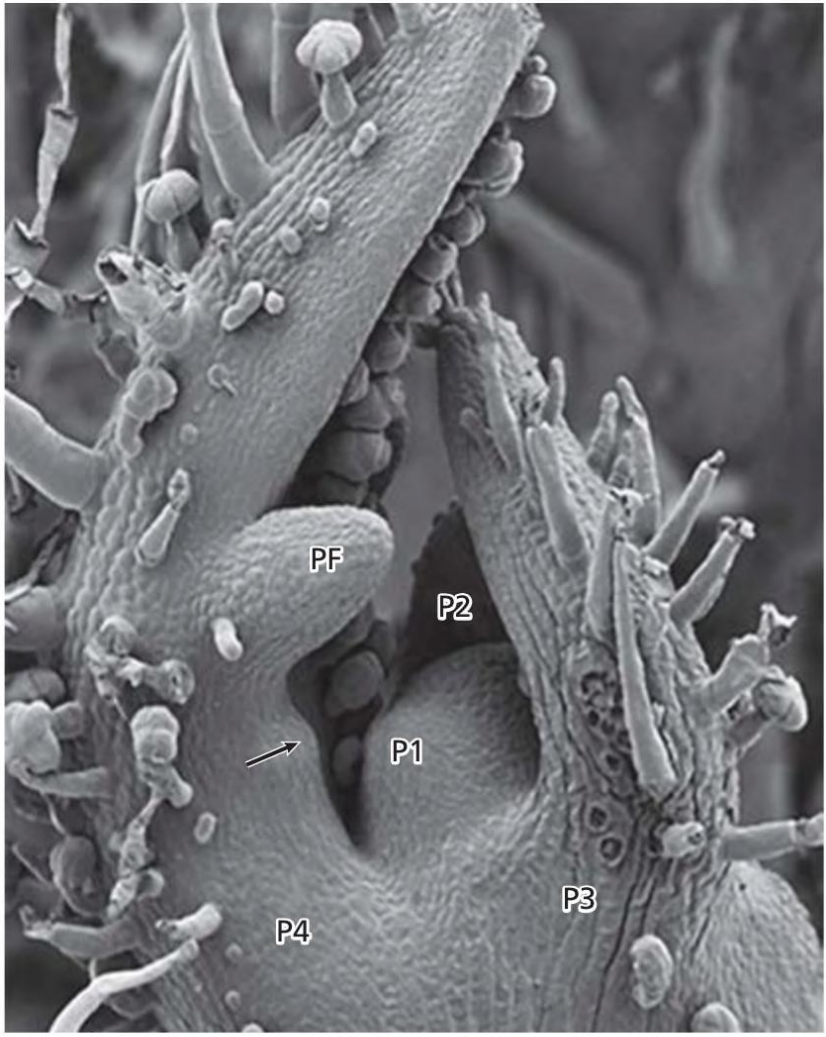
função primordial de PHAN é permitir o desenvolvimento de tecidos com uma identidade adaxial, após o que a justaposição dos dois tipos de tecidos desencadeia programas de crescimento lateral. O crescimento da lâmina é dependente da auxina e regulado pelos genes YABBY e WOX Em Arabidopsis, a expressão dos genes YABBY marca o domínio abaxial e as regiões marginais de folhas primordiais (ver Figura 19.54). Os genes YABBY são regulados para cima (up-regulated) pelos fatores de transcrição KANADI, ARF3 e ARF4; inversamente, os fatores de transcrição YABBY promovem a expressão dos genes KAN1 e ARF4, formando alças de retroalimentação positiva. Na ausência de atividade dos genes YABBY, os primórdios foliares estabelecem polaridade adaxial-abaxial, mas não conseguem iniciar o crescimento da lâmina. Essas descobertas indicam que os genes YABBY medeiam a indução da atividade de crescimento relacionada à polaridade adaxial-abaxial. Os fatores de transcrição YABBY regulam positivamente um membro da família de genes WOX, PRS (PRESSED

Figura 19.6 Desenvolvimento foliar em relação aos limites adaxial-abaxial em tipos diferentes de folhas. Os diagramas mostram esboços de cortes transversais de primórdios foliares no local do estabelecimento da padronização adaxial-abaxial (à esquerda), no estágio inicial de expansão da lâmina (ao centro) e na folha madura (à direita). (A) Folha bifacial convencional, como no tipo selvagem de Arabidopsis. (B) Mutante phan de boca-de-leão (Antirrhinum majus) e mutantes do ortólogo de PHAN do tabaco (Nicotiana sylvestris). (C) Mutante milkweed pod? do milho. Observe as expansões nas superfícies onde os tecidos adaxial e abaxial entram em contato. (De Fukushima e Hasebe, 2013.) (C) Não determinada FLOWER), que é expresso na margem da folha e promove o crescimento da lâmina (ver Figura 19.5B). Os fatores de transcrição PRS e WOX1 funcionam em cooperação, e o mutante duplo prs/wox1 exibe um fenótipo de folha estreita em Arabidopsis, similar ao fenótipo foliar de mutantes phan. O crescimento da lâmina dependente de PRS e de WOXI1 é, em parte, mediado por um sinal (sinais) móvel, até agora não identificado, processado por KLU, uma citocromo P450-monoxigenase (ver Figura 19.5B). KLU promove a atividade de divisão celular em órgãos aéreos, incluindo as folhas, e um mutante de perda de função do gene KLU produz órgãos menores. À auxina parece ser outro sinal atuante na formação da lâmina, independente de KLU. Mutantes múltiplos de perda de função dos genes YUCCA (YUC) da biossíntese da auxina exibem desenvolvimento defeituoso da lâmina, levantando a possibilidade de que a auxina participe na rede reguladora do crescimento dirigido da folha. A polaridade proximal-distal da folha também depende de expressão gênica específica Além da polaridade adaxial-abaxial, o desenvolvimento da folha também exibe polaridade ao longo de seu comprimento, denominada polaridade proximal-distal. Os primórdios foliares em desenvolvimento podem ser divididos longitudinalmente em quatro zonas principais que se estendem a partir do meristema: meristema limítrofe, zona dos hipofilos, pecíolo e lâmina (ver Figura 19.54). A polaridade proximal-distal torna-se evidente à medida que o primórdio começa a crescer para fora e para longe do MAC. O meristema limítrofe, embora não considerado parte da folha, é importante para a iniciação foliar normal. A iniciação das folhas a partir da zona periférica requer a criação de limites do meristema para o órgão,

zonas-tampão que separam esses dois grupos de células com programas de expressão gênica e morfologias diferentes. Padronização adaxial-abaxial 559 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese Expansão Maturação da lâmina Cristas da lâmina O próprio meristema limítrofe expressa um conjunto único de fatores de transcrição que participam na repressão local da proliferação celular, um pré-requisito para o desenvolvimento de órgãos separados fisicamente. Os genes CuC (CUP-SHAPED COTYLEDON) 1 e 2 em Arabidopsis codificam fatores de transcrição NAC (NAM; ATAF1,2; CUC2) específicos da planta, que regulam a formação dos cotilédones (ver Capítulo 17; Figura 17.27). Mais adiante no desenvolvimento, esses genes CUC também controlam a especificação dos limites dos órgãos durante a iniciação foliar. Como geralmente acontece no caso de genes regulando funções de limites, os mutantes duplos cucl/cuc? exibem fusões de órgãos e cessação do crescimento. Como no desenvolvimento dos cotilédones durante a embriogênese, há interdependência entre a expressão dos genes CUC e a iniciação do primórdio foliar dependente da auxina. A zona dos hipofilos (ZH) desempenha um papel importante nas folhas que desenvolvem estípulas ou formam bainhas (ver Figura 19.1). Nesses casos, as células fundadoras (que originam o primórdio foliar) recrutam células adicionais para o primórdio por um mecanismo que em Arabidopsis é dependente da expressão de ortólogos do gene PRS da família WOX. As células recrutadas para se tornarem estípulas ou bainha são provenientes dos flancos do primórdio. A região do primórdio foliar destinada a se tornar o pecíolo é caracterizada pela expressão dos genes BOP (Blade on Petiole), que codificam ativadores transcricionais necessários para estabelecer a identidade do pecíolo na porção proximal da folha em Arabidopsis (ver Figura 19.54). O mutante duplo bop1/bop2? carece de distinção exata entre lâmina foliar e pecíolo, e os dois mutantes individuais mostram desenvolvimento laminar no que seria o pecíolo. Os genes BOP1 e BOP2 são expressos no domínio adaxial, onde atuam de forma redundante para suprimir a emergência laminar na região do pecíolo.

560 Unidadell Crescimento e Desenvolvimento Nas folhas compostas, a desrepressão do gene KNOX1 promove a formação dos folíolos As folhas compostas evoluíram independentemente muitas vezes a partir de formas foliares simples. A despeito das variações amplas na forma e na complexidade de foOs genes KNOX7, que são reprimidos nos primórdios de folhas simples, tornam-se desreprimidos nos primórdios de folhas compostas. Os níveis de Primórdio giberelina decrescem. foliar = ——» Inicial do , Primórdio Meristema 1 im Expressão de KNOX1 ES Expressão de CUC —>» Fluxo de auxina * Pico de resposta da auxina GA Giberelina Os genes CUC são expressos no limite distal do folíolo incipiente e estimulam o fluxo de auxina dirigido por PIN1. Os níveis de citocinina aumentam. Figura 19.7 Imagem, ao microscópio eletrônico de varredura, do ápice caulinar do tomateiro, mostrando uma folha composta em desenvolvimento. Os primórdios 1 até 4 (P1-P4) são mostrados. O primeiro e o segundo (seta) pares de folíolos (PF) são visíveis em P4. (De Kang e Sinha, 2010.) lhas compostas, os mecanismos de desenvolvimento que levam à sua formação convergiram repetidamente. Mediante retardo do processo de diferenciação, os primórdios foliares individuais podem redistribuir as redes de regulação gênica, usadas pelo MAC durante a iniciação foliar, para formar os primórdios dos folíolos, resultando no desenvolvimento da folha composta (Figura 19.7). De modo semelhante ao que acontece durante a iniciação de primórdios foliares no MAC, as proteínas PIN1 focalizam o fluxo de auxina, levando à formação de máximos localizados de auxina nos flancos dos primórdios (Figura 19.8). Os genes KNOX1 são componentes importantes da rede de regulação envolvida no desenvolvimento de folhas compostas (ver Figura 19.8). Os genes CUC são necessários para a desrepressão dos genes KNOX. As citocininas atuam a jusante das proteínas KNOX na promoção do desenvolvimento dos folíolos. Por exemplo, a superexpressão do gene da biossíntese das citocininas, IPT7, nos primórdios foliares do tomateiro provoca um aumento no número de folíolos. Inversamente, a superexpressão do gene da degradação das citocininas, CKX3, resulta em um decréscimo no número de folíolos. Um papel paralelo dos genes KNOX e CUC na formação de serrações foliares é discutido no Tópico 19.3 na internet. O crescimento dos folíolos suprime a expressão dos genes KNOX7. Os níveis de

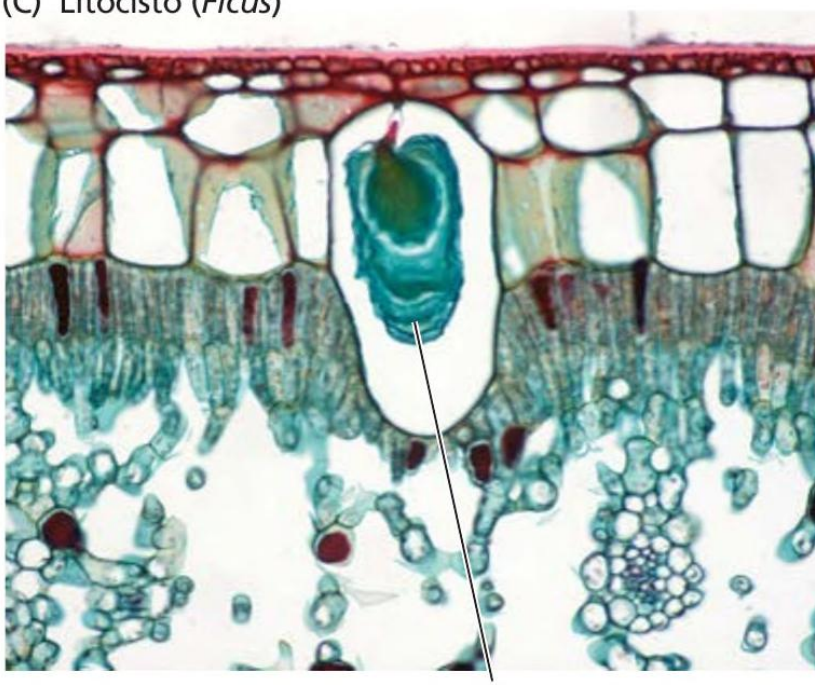
giberelina aumentam. Folíolo Primórdios dos folíolos Figura 19.8 Desenvolvimento de folhas compostas. Os estágios iniciais de desenvolvimento de folhas simples e compostas são similares. Os genes KNOX7 são reprimidos no primórdio inicial (1) e subsequentemente reativados (2), mantendo, assim, o primórdio em um estado indiferenciado. A seguir, os primórdios dos folíolos são iniciados em um processo que se assemelha à iniciação dos primórdios foliares envolvendo o fluxo de auxina mediado por PIN1 (3 e 4). (De Hasson et al., 2010.)


PF
P2
P1
P3
P4
100 µm

Diferenciação de tipos celulares epidérmicos Além dos parênquimas paliçádico e esponjoso, especializados para fotossíntese e trocas gasosas, a epiderme também exerce papéis vitais no funcionamento da folha. A epiderme é a camada mais externa de células do corpo primário da planta, incluindo as estruturas vegetativa e reprodutiva. A epiderme geralmente consiste em uma única camada de células, derivada da camada L1, ou protoderme. Em algumas espécies, como os membros das Moraceae e certos representantes das Begoniaceae e Piperaceae, a epiderme tem duas até várias camadas de células, derivadas de divisões periclinais da protoderme. Existem três tipos principais de células epidérmicas encontradas em todas as angiospermas: células fundamentais (pavement cells), tricomas e células-guarda. As (A) Células buliformes (milho) Cistólito Figura 19.9 Exemplos de células epidérmicas especializadas. (A) Células buliformes do milho. (B) Folha enrolada do feno-das-areias (Ammophila sp.). O processo de enrolamento e desenrolamento de folhas de gramíneas é governado por mudanças de turgor nas células buliformes. (C) Litocisto de uma folha de Ficus contendo um cistólito, composto de carbonato de cálcio depositado sobre um pedúnculo celulósico fixado à parede celular superior. (D) Epiderme foliar do trigo (Triticum aestivum), com pares de células silicosas e suberosas distribuídos entre células fundamentais. 561 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese células fundamentais, células epidérmicas relativamente não especializadas, podem ser consideradas como o destino do desenvolvimento-padrão da protoderme. Os tricomas são extensões unicelulares ou multicelulares da epiderme da parte aérea, que podem assumir formas, estruturas e funções distintas, incluindo a proteção contra o ataque de insetos e patógenos, a redução da perda de água e o aumento da tolerância a condições de estresse abiótico. As células-guarda são pares de células do estômato e circundam o ostíolo; elas estão presentes nas estruturas fotossintéticas da parte aérea. As células-guarda regulam as trocas gasosas entre a parte aérea e a atmosfera, mediante mudanças de turgor fortemente reguladas em resposta à luz e a outros fatores (ver Capítulo 10). Outras células epidérmicas especializadas, como litocistos, células buliformes, células silicosas e células suberosas (Figura 19.9), são encontradas apenas em certos grupos de plantas e não são tão bem estudadas.

(B) Folha de monocotiledônea (Ammophila sp.) Células buliformes (D) Epiderme foliar de gramínea Célula suberosa Células fundamentais Células-guarda

(C) Litocisto (*Ficus*)



 A formação das células fundamentais, a via-padrão de desenvolvimento das células epidérmicas, foi discutida no Capítulo 14 (ver Figura 14.15). Aqui, será descrito o desenvolvimento de dois tipos de células epidérmicas especializadas, células-guarda e tricomas, que têm sido estudados intensivamente como sistemas-modelo para a formação de padrões e a citodiferenciação. O destino das células-guarda é fundamentalmente determinado por uma linhagem epidérmica especializada As folhas em desenvolvimento exibem um gradiente do ápice para a base, com a divisão celular predominando na base foliar e a diferenciação ocorrendo perto do ápice. Em Arabidopsis, a diferenciação das células-guarda também segue essa tendência, mas é essencialmente governada pela linhagem celular estomática (Figura 19.10). Na protoderme em desenvolvimento (que originará a epiderme foliar), é estabelecida uma população de células-mãe de meristemoides (CMMS). Cada CMM divide-se assimetricamente (a assim chamada divisão de entrada) para originar duas células-filhas morfologicamente distintas — uma célula fundamental da linhagem estomática (CFLE) maior e um meristemoide menor (ver Figura 19.10). A CFLE pode diferenciar-se em uma célula fundamental ou tornar-se CMM e estabelecer linhas satélites ou secundárias. O meristemoide pode passar por um número variável de divisões amplificadoras assimétricas, originando três CFLEs, com o meristemoide finalmente 1. Uma célula protodérmica é 2. As CMMS passam por uma divisão encarregada da assimétrica e por divisões linhagem produzem um assimétricas estomática quando meristemoide adicionais. se torna uma célula-mãe de meristemoide menor (vermelho) e uma célula fundamental da (CMM). linhagem estomática maior (CFLE). O) Amplificação O ol bHLHs bHLHs ED eSe Célula Célula-mãe de protodérmica meristemoide y Outros destinos: célula fundamental ou tricoma (seem 4 >» (| Entrada a CFLE 6. Uma CFLE pode voltar a ser uma CMM e passar por uma divisão assimétrica, criando um novo meristemoide. 3. Os meristemoides podem passar Amplificação ——— ————>» Meristemoide diferenciando-se em uma célula-mãe de células-guarda (CMCG), que é reconhecível por sua forma arredondada. A seguir, a CMCG passa por uma divisão simétrica, formando um par de célula-guarda circundando uma abertura — o ostíolo. Embora essa linhagem seja chamada de

“linhagem estomática”, a capacidade dos meristemoides e das CFLEs de passar por divisões repetidas significa que ela é de fato responsável pela geração da maioria das células epidérmicas nas folhas. Após as divisões de amplificação do meristemoide, as CFLEs resultantes podem diferenciar-se em células fundamentais, que constituem o tipo celular mais abundante na epiderme de uma folha madura, ou elas podem se dividir assimetricamente (divisões de espaçamento) para originar um meristemoide secundário. A orientação da divisão nas células CFLEs dividindo-se assimetricamente é importante para a aplicação da “regra do espaçamento de uma célula”, segundo a qual os estômatos devem estar separados por pelo menos uma célula, para maximizar as trocas gasosas entre a folha e a atmosfera. A padronização estomática incorreta resulta quando os genes que controlam estágios essenciais na linhagem são mutados. Figura 19.10 Desenvolvimento estomático em Arabidopsis. Três fatores de transcrição relacionados — SPCH, MUTE e FAMA - formam heterodímeros com SCRM e são necessários para a produção de meristemoides, CMCGs e células-guarda. Eles são igualmente necessários para as rotas de amplificação e espaçamento (não mostradas). (De Lau e Bergmann, 2012.) 5. Uma CMCG divide-se simetricamente uma vez, formando um par de células-guarda (verde). 4. Os meristemoides podem diferenciar-se em uma célula-mãe de célula-guarda (CMCG), e a CFLE forma uma célula fundamental (branco). —S — O) O) bHLHs bHLHs » célula-guarda CélulaCélula -guarda fundamental O) CP Espaçamento 40

Dois grupos de fatores de transcrição bHLH governam as transições do destino celular estomático Os diversos estágios no desenvolvimento estomático destacam três transições específicas do estado celular: (1) CMM para meristemoide, (2) meristemoide para CMCG e (3) CMCG para células-guarda maduras. Cada uma dessas transições está associada com, e requer a expressão específica de, um dos três fatores de transcrição hélice-alça-hélice básicos (DHLH, basic helix-loop-helix): SPEECHLESS (SPCH), MUTE e FAMA (denominado segundo a deusa romana do rumor) (ver Figura 19.10). SPCH governa a formação da CMM e a divisão de entrada assimétrica dessas células, bem como as divisões subsequentes amplificadoras assimétricas e as divisões de espaçamento. MUTE conclui o comportamento da célula-tronco promovendo a diferenciação dos meristemoides em CMCGs, e FAMA promove a divisão e a diferenciação celular terminal das CMCGs em células-guarda. Além disso, duas proteínas relacionadas a bHLH zíper de leucina (DHLH-LZ, bHLH leucine zipper), SCREAM (SCRM) E SCRM?, têm sido identificadas como parceiras de SPCH, MUTE e FAMA. Os peptídeos sinais regulam a padronização estomática mediante interação com receptores de superfície celular As quinases do tipo receptor com repetições ricas em leucina (LRR-RLKs, leucine-rich repeat receptor-like kinases) são proteínas transmembrana de uma só passagem com um domínio extracelular de ligação ao ligante e um domínio quinase intracelular para sinalização a jusante. A família ERECTA (ERf) de receptores do tipo quinase (RLKs) tem três membros — ERECTA, ERL1 e ERL2 -, todos controladores da padronização exata e da diferenciação dos estômatos. Por exemplo, ERECTA, expresso fortemente nas células protodérmicas, mas indetectável depois disso, restringe a divisão de entrada assimétrica nas CMMs (Figura 19.11). Uma proteína do tipo receptor, TOO MANY MOUTHS (TMM), também é necessária para a padronização estomática. TMM é expressa dentro da linhagem estomáEPF2 “o º dl Domínio proteico TMM do tipo receptor ERECTA Domínio Extracelular transmembrana ap Rania Domínio receptor do tipo quinase Célula protodérmica Produção de meristemoides 563 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese tica e parece proporcionar especificidade à família gênica ERECTA mais amplamente expressa (ver Figura 19.11). As proteínas do tipo receptor carecem de domínio quinase C-terminal

e, portanto, são consideradas incapazes de transduzir sinais sozinhas. Como a ERf, a proteína do tipo receptor TMM inibe a proliferação da linhagem estomática e orienta as divisões de espaçamento em folhas. A família de proteínas EPIDERMAL PATTERNING FACTOR-LIKE (EPFL) é um grupo recentemente identificado de 11 pequenos peptídeos secretados ricos em cisteína que regulam o desenvolvimento estomático. Dois membros fundadores da família, EPF1 e EPF2, são fatores específicos da linhagem estomática e reprimem o desenvolvimento estomático em estágios específicos quando os genes ERECTA estão sendo expressos. De acordo com os modelos atuais, EPF2 e EPF1 são secretados por CMMs/ meristemoides e CMCGs, respectivamente, e são percebidos por receptores da família ERECTA nas células vizinhas. Como consequência, o receptor de ERECTA inibe o desenvolvimento estomático (ver Figura 19.11). Dessa maneira, o par EPF2-ERECTA regula o número e a densidade de estômatos. Pareamentos diferentes entre peptídeos de EPFL e receptores da família ERECTA regulam aspectos distintos da padronização estomática, enquanto a TMM aparentemente modula a rota de sinalização. Um fato inesperado no cenário mencionado é a descoberta de que o mesofilo também contribui para a padronização estomática. Um dos peptídeos de EPFL, STOMAGEN, um regulador positivo da densidade estomática, é produzido pelo mesofilo subjacente e liberado para a epiderme. Experimentos têm mostrado que a depleção de STOMAGEN resulta em um decréscimo do número de estômatos, indicando que seu funcionamento é importante para o desenvolvimento estomático normal. A superexpressão do STOMAGEN do fenótipo indutor de estômatos ou sua aplicação exógena requer a TMM, levando à proposta de que ela pode atuar como um receptor do STOMAGEN. Contudo, o mecanismo pelo qual o STOMAGEN estimula o desenvolvimento estomático ainda é desconhecido. As triagens (screens) genéticas levaram à identificação de reguladores positivos e negativos da iniciação dos tricomas O desenvolvimento dos tricomas tem sido exaustivamente estudado nas folhas em roseta de Arabidopsis. Os tricomas de Arabidopsis são unicelulares e ramificados, com uma estrutura tricorne distintiva (Figura 19.12). Figura 19.11 | Peptídeo de EPF2 sinalizando negativamente regula a densidade e a padronização estomática. EPF2 é sintetizado e secretado por células-mães de meristemoides e meristemoides iniciais. A presença de EPF2

extracelular é detectada pelo receptor do tipo quinase ERECTA de células protodérmicas. Em conjunto com a proteína TMM do tipo receptor, o complexo EPF2-ERECTA ativa uma cascata de sinalização intracelular que reprime a produção de novos meristemoides. (De Lau e Bergmann, 2012.)

564 Crescimento e Desenvolvimento Unidade ll e Figura 19.12 Tricoma de Arabidopsis mostrando o típico padrão de ramificação tricorne. Os tricomas de Arabidopsis desenvolvem-se a partir de células protodérmicas simples. A primeira mudança reconhecível de uma célula protodérmica até uma célula de tricomas incipiente é um aumento no tamanho nuclear devido à iniciação da endorreduplicação, replicação do genoma nuclear na ausência de divisões nucleares ou celulares (ver Capítulo 2). A morfogênese de células do tricoma é caracterizada por uma excrescência inicial, seguida por dois eventos sucessivos de ramificação resultando na forma tricorne. A iniciação dos tricomas ocorre na base da folha em desenvolvimento, onde, em geral, são separados por três ou quatro células protodérmicas que não se desenvolvem em tricomas. Esse espaçamento regular sugere a existên(A) (B) cia de campos de desenvolvimento entre tricomas vizinhos; esses campos inibem a iniciação de tricomas nas células protodérmicas intermediárias. À medida que a folha se expande, novos tricomas são iniciados na base foliar, os tricomas formados anteriormente são depois separados por divisões celulares das células epidérmicas intermediárias. Triagens genéticas de mutantes afetando o desenvolvimento de tricomas levaram à descoberta de genes de regulação da padronização de tricomas — especialmente a densidade e o espaçamento de tricomas (Figura 19.13). Os mutantes geralmente enquadram-se em duas classes. Uma classe apresenta menos tricomas ou nenhum, o que indica a ausência de proteínas que são reguladores positivos da formação de tricomas (ver Figura 19.13B). Esses genes incluem TRANSPARENT TESTA GLABRAI (TTG1), GLABRAI (GL1) e GLABRAS (GL3). TTG1 codifica uma proteína com domínios WD40 repetidos (um motivo de 40 aminoácidos com triptofano conservado [W] e resíduos de aspartato [D]) que, em geral, atuam como domínios de interação proteína-proteína. GL1 codifica um fator de transcrição relacionado ao MYB, e GL3 codifica um fator de transcrição do tipo bDHLH. GL1, GL3 e TTG1 funcionam juntas como um complexo proteico GL1-GL3-TTG1 que regula a expressão de outros genes. A segunda classe de mutantes da padronização de tricomas tem mais tricomas ou tricomas espaçados de modo irregular (agrupamentos de tricomas); portanto os genes correspondentes codificam proteínas que atuam como reguladores negativos do desenvolvimento de tricomas (ver

Figura 19.13C e D). Esses reguladores negativos incluem TRYPTICON (TRY), que codifica uma proteína MYB ca(o (D) Figura 19.13 Padronização de tricomas em Arabidopsis. (A) Planta do tipo selvagem com tricomas distribuídos mais ou menos regularmente nas superfícies foliares. (B) Planta mutante g/1 sem tricomas. (C) Planta mutante try exibindo pequenos agrupamentos de tricomas (seta branca). (D) Mutante duplo try/cpc com agrupamentos de até 40 tricomas. (De Balkunde et al., 2010.)

rente de um domínio de ativação transcricional. TRY é expresso nos tricomas em desenvolvimento e move-se para as células vizinhas, onde inativa o complexo GL1-GL3-TTG1 pela substituição de GL1 (Figura 19.14). A inativação do complexo GL1-GL3-TTG1 impede a formação de tricomas nas células vizinhas e, assim, estabiliza o espaçamento regular de tricomas na epiderme foliar. GLABRAZ2 atua a jusante do complexo GL1-GL3-TTG1 para promover a formação dos tricomas GLABRA2 (GL2) foi originalmente identificado como um gene que, quando mutado, causava tricomas abortados com expansão celular aberrante. GL2, que é ativado em células de tricomas pelo complexo GL1-GL3-T'TG1, codifica um fator de transcrição com homeodomínio de zíper de leucina (ver Figura 19.14). Considera-se que a expressão de GL2 represente a etapa limitante da taxa de formação dos tricomas. Em plantas do tipo selvagem, altos níveis da atividade do promotor de GL2 têm sido observados na folha inteira em estágios iniciais de desenvolvimento foliar; contudo, mais tarde, essa atividade é limitada aos tricomas em desenvolvimento e às células que circundam os tricomas em estágio inicial. Análises amplas dos padrões da expressão gênica indicam que um grande número de genes é regulado a jusante de GL2 durante a diferenciação dos tricomas. Enquanto GL2 promove a formação de tricomas na epiderme foliar, nas raízes ele tem o efeito oposto. Nas raízes, os mutantes g/2 formam pelos ectópicos, indicando que o produto gênico atua como um supressor do desenvolvimento dos pelos nas raízes. O ácido jasmônico regula o desenvolvimento de tricomas foliares em Arabidopsis O ácido jasmônico e seus compostos derivados funcionam como moléculas sinalizadoras fundamentais na formação de tricomas em Arabidopsis; a adição de ácido jasmônico causa um aumento no número de tricomas foliares em Arabidopsis. Em Arabidopsis, as proteínas do domínio-jasmonato ZIM (JAZ) reprimem a formação dos tricomas mediante ligação a GL3 e GL1, parceiros-chave do complexo de ativação. Igualmente, o ácido jasmônico (A) (B) 565 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese £L. Tricoma Epiderme foliar Diferenciação de células dos tricomas Figura 19.14 Papel de GLABRA? (GL2) na formação de tricomas foliares. As células que formam tricomas expressam fortemente os genes GL2 e TRY (setas pretas). A proteína GL2 atua como um regulador positivo da diferenciação de células dos

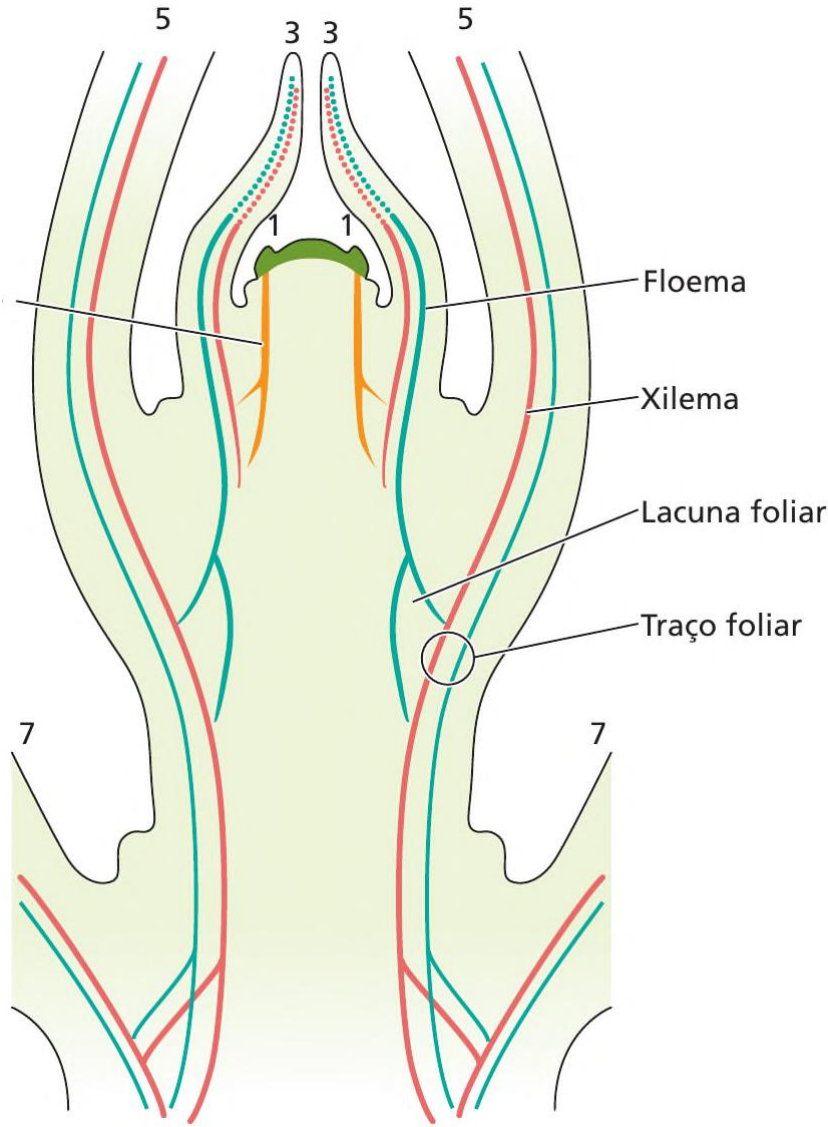
tricomas. A proteína TRY move-se para células epidérmicas adjacentes (seta azul), onde inibe a formação de tricomas. (De Qing e Aoyama, 2012.) participa na iniciação dos tricomas mediante degradação de proteínas JAZ, suprimindo, desse modo, as interações de proteínas JAZ com fatores DHLH e MYB, que ativam a transcrição de ativadores de tricomas (ver Figura 19.14). Padrões de venação nas folhas O sistema vascular da folha é uma rede complexa de nervuras interconectadas. As nervuras consistem em dois tipos de tecidos condutores principais, xilema e floema, bem como em elementos não condutores, como as células de parênquima e de esclerênquima. A organização espacial do sistema vascular da folha — seu padrão de venação — é específica para a espécie e para o órgão. Os padrões de venação enquadram-se em duas categorias gerais: venação reticulada, encontrada na maioria das eudicotiledôneas, e venação paralela, típica de muitas monocotiledôneas (Figura 19.15). Figura 19.15 Dois padrões básicos de venação foliar em angiospermas. (A) Venação reticulada em Prunus serotina, uma eudicotiledônea. (B) Venação paralela em !ris sibirica, uma monocotiledônea.

566 Unidade ll o Crescimento e Desenvolvimento Nervura mediana (primária) Nervuras secundárias/ marginais Nervuras terciárias Vênulas quaternárias/ de extremidades livres Figura 19.16 Hierarquia da venação na folha madura de Arabidopsis, com base no diâmetro das nervuras no local de fixação à nervura precedente. (De Lucas et al., 2013.) A despeito da diversidade dos padrões de venação, todos compartilham uma organização hierárquica. As nervuras são organizadas em classes de tamanho distintas — primária, secundária, terciária e assim por diante — com base em sua largura no ponto de fixação à nervura de origem (Figura 19.16). As menores nervuras (vênulas) terminam cegamente no mesofilo. A estrutura hierárquica do sistema vascular da folha reflete as funções hierárquicas das nervuras de tamanhos diferentes, com as de diâmetro maior funcionando no transporte de massa de água, minerais, açúcares e outros metabólitos; as nervuras de diâmetro menor atuam no carregamento do floema (ver Capítulo 11). A questão sobre como os padrões de venação foliar se desenvolvem há muito tempo tem intrigado os botânicos. Para que o sistema vascular foliar realize de maneira eficaz suas funções de transporte por longas distâncias, seus muitos tipos de células devem estar dispostos com exatidão dentro das dimensões longitudinais e radiais do feixe vascular. Não surpreende, portanto, que a diferenciação dos tecidos vasculares esteja sob rígido controle do desenvolvimento. Nesta seção, primeiramente é descrito o desenvolvimento de uma conexão vascular da folha ao restante da planta. A seguir, discute-se como é estabelecido o padrão de venação de ordem superior. A nervura foliar primária é iniciada descontinuamente a partir do sistema vascular preexistente Em meados do século XIX, o anatomista vegetal Carl Wilhelm von Nâãgeli fez uma descoberta surpreendente enquanto rastreava a fonte dos feixes vasculares na parte aérea primária. Na parte madura do caule de espermatófitas, os feixes vasculares longitudinais formam um sistema condutor contínuo que começa na junção raiz-parte aérea e termina perto dos ápices de crescimento. Nâgeli assumiu que o sistema vascular devia crescer para cima (crescimento acrópeto), a partir do sistema vascular preexistente para os Figura 19.17. Desenvolvimento do sistema vascular da parte aérea. (A) Corte longitudinal do ápice da parte aérea do linho perene (Linum perenne), mostrando o estágio inicial na

diferenciação do procâmbio do traço foliar, no local de um futuro primórdio foliar. Os primórdios foliares e as folhas estão numerados, começando com a inicial mais jovem. (B) Desenvolvimento vascular inicial de uma parte aérea com filotaxia decussada. O pontilhado denso no ápice indica MAC, primórdios foliares jovens e cordões procambiais. Os traços foliares apresentam desenvolvimento basípeto para o sistema vascular maduro e formam um simpódio. A região onde o traço foliar diverge do feixe vascular contínuo é denominada lacuna foliar. Os números correspondem à ordem das folhas, começando com os primórdios (nem todas as folhas são mostradas). (De Esau, 1953.) ápices de crescimento da parte aérea. Em vez disso, ele descobriu que os feixes vasculares foliares, surgindo de células precursoras vasculares denominadas procâmbio, eram iniciados descontinuamente em associação com os primórdios foliares emergentes no MAC (Figura 19.17A). A partir desse local, os feixes vasculares apresentam diferenciação descendente (basípeta), em direção ao nó diretamente abaixo da folha e formado pela conexão com o feixe vascular mais antigo. A porção do feixe vascular que penetra na folha foi mais tarde chamada de traço foliar (Figura 19.17B). O que Nägeli descobriu foi que os feixes vasculares longitudinais contínuos no caule são, na verdade, compostos de traços foliares individuais. As espécies podem diferir no curso exato de desenvolvimento dos traços foliares, mas a interpretação básica do sistema vascular primário da parte aérea das espermatófitas como um simpódio de traços foliares parece ser universal. A canalização da auxina inicia o desenvolvimento do traço foliar Várias linhas de evidências indicam que a auxina estimula a formação de tecidos vasculares. Um exemplo é o papel da auxina na regeneração do sistema vascular após uma lesão (Figura 19.184). O sistema vascular é impedido de regenerar pela remoção da folha e da parte aérea acima da lesão, mas pode ser restaurado mediante aplicação de auxina no pecíolo cortado acima da lesão, sugerindo que auxina proveniente da folha é requerida para a regeneração vascular. Conforme mostrado na Figura 19.18B, as fileiras de elementos de xilema regenerante originam-se na fonte de auxina junto à extremidade superior de corte do feixe vascular, e avançam no sentido basípeto até se conectarem com a extremidade de corte do feixe vascular abaixo, Figura 19.18 Regeneração do xilema, induzida pela auxina, em torno de uma lesão no tecido caulinar de pepino (Cucumis sativus).

(A) Método para realizar o experimento de regeneração de áreas lesionadas. (B) Micrografia de fluorescência apresentando o tecido vascular em regeneração em torno da lesão. A seta indica o local da lesão, onde a auxina se acumula e começa a diferenciação do xilema. (B cortesia de R. Aloni.)

so 04 S> (A) Gema ESA Indivíduo de pepino intacto Folha madura Iniciação da folha O caule foi decapitado, e as folhas e as gemas acima do local da lesão foram removidas para reduzir a auxina endógena. Auxina Indivíduo de pepino decapitado e com lesão na pasta SO de lanolina Vá SS) Lesão (| n e: Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese (B) Procâmbio Imediatamente após a remoção, foi aplicada uma pasta de lanolina no caule, acima do local da lesão. Nó / cá vasculares 567


5
3
3
5
1
1
Floema
Xilema
Lacuna foliar
Traço foliar
7
7

correspondendo à direção presumida do fluxo de auxina. A extremidade superior de corte do feixe vascular, portanto, atua como fonte de auxina, enquanto a extremidade inferior de corte atua como dreno de auxina. Essas descobertas e observações similares em outros sistemas, tal como a enxertia de gemas, levaram à hipótese de que, à medida que flui pelos tecidos, a auxina estimula e polariza seu próprio transporte. Esse transporte gradualmente torna-se canalizado para fileiras de células que assumem a condução a partir das fontes de auxina; essas fileiras de células podem, então, diferenciar-se, formando o sistema vascular. Coerente com essa ideia, a aplicação localizada de auxina (como nos experimentos sobre lesão já descritos) induz a diferenciação vascular em cordões estreitos que levam para longe do sítio de aplicação, e não em áreas amplas de células. A nova estrutura vascular em geral desenvolve-se em direção aos cordões vasculares e une-se com eles, resultando em uma rede vascular conectada. Por essa razão, é possível prever que um traço foliar em desenvolvimento atue como uma fonte de auxina e que a estrutura vascular do caule atue como um dreno de auxina. Estudos recentes sobre venação têm apoiado esse modelo fonte-dreno, ou modelo da canalização, para o fluxo de auxina em nível molecular. (A) B di MAC E Auxina PO Procâmbio à Tecido vascular O transporte basípeto de auxina a partir da camada L1 do primórdio foliar inicia o desenvolvimento do procâmbio do traço foliar Como foi visto no Capítulo 18, a canalização com frequência é acompanhada pela redistribuição de transportadores de efluxo de auxina PIN1. Além disso, a distribuição de PIN1 pode ser usada para predizer a direção do fluxo de auxina dentro de um tecido. A Figura 19.19A mostra o MAC de um tomateiro expressando a proteína PIN1 de Arabidopsis fusionada à proteína fluorescente verde (GFP, green fluorescent protein). Com base na orientação das proteínas PINI, a auxina é direcionada para um ponto de convergência na camada Lã da inicial do primórdio foliar (P0). Por outro lado, a auxina é direcionada no sentido basípeto na iniciação da nervura mediana (traço foliar) do primórdio foliar (P1) emergente. A Figura 19.19B mostra um modelo para a formação da nervura mediana em Arabidopsis. A canalização de auxina em direção ao ápice do primórdio foliar (P1) na camada Li, via transportadores PIN1, provoca a uma acumulação

desse hormônio no ápice. O efluxo de auxina a partir dessa região de alta concentração desse hormônio torna-se canalizado via proteínas PIN1 no sentido basípeto em direção ao traço foliar mais antigo diretamente abaixo dela. Isso induz a diferenciação do procâmbio no sentido basípeto. A estrutura vascular existente orienta o crescimento do traço foliar Experimentos microcirúrgicos têm mostrado que o feixe vascular existente no caule é necessário para o desenvolvimento direcional do procâmbio do traço foliar. A Figura 19.20A mostra a distribuição de PIN1 no ápice de um tomateiro expressando a PIN1 de Arabidopsis fusionada à GFP. O traço foliar que emerge da inicial do primórdio foliar (P0) conectou-se ao traço foliar existente do primórdio foliar abaixo dele, conforme representação diagramática na Figura 19.20C. No entanto, se o P3 for removido cirurgicamente, o traço foliar do PO conecta-se, em vez disso, ao feixe vascular do primórdio foliar no outro lado do caule (P2) (Figura 19.20B e D). Esses resultados sugerem que ou o feixe vascular existente está servindo como um dreno de auxina e, portanto, facilitando a canalização desse Figura 19.19 Fluxo de auxina mediado por PIN1 durante a formação da nervura mediana. (A) Corte longitudinal de um meristema vegetativo de tomateiro expressando AtPIN1:GFP (verde). As setas vermelhas à esquerda indicam a direção do movimento de auxina seguindo ao local da inicial do primórdio foliar (1, estrela branca). As setas vermelhas à direita indicam o fluxo de auxina em direção ao primórdio foliar emergente (P1). As setas brancas mostram o movimento basípeto de auxina, que inicia a diferenciação da nervura mediana. (B) Diagrama esquemático do fluxo de auxina pelas camadas L1, L2 e L3 do tecido e da diferenciação da nervura mediana durante a formação dos primórdios foliares. Inicial do primórdio (PO), primórdio (P1). (A de Bayer et al., 2009.)

Figura 19.20 O feixe vascular preexis- (A) tente orienta o desenvolvimento basípeto do traço foliar. (A e C) No controle, meristema expressando AtPINT:GFP (verde) de Arabidopsis, o traço foliar recém-iniciado (1) cresce em direção ao traço foliar, e conecta-se com ele, associado com P3 diretamente abaixo. (B e D) Quando a estrutura vascular do P3 é removida cirurgicamente (linha vermelha tracejada), o traço foliar do PO conecta-se, em vez disso, ao traço foliar do P2 no outro lado do caule. (De Bayer et al., 2009.) (o) hormônio, ou ele está produzindo um sinal diferente que orienta o desenvolvimento do traço foliar. O floema primário é o primeiro tecido vascular a formar-se das células procambiais; sua diferenciação começa no feixe vascular abaixo e prossegue no sentido acrópeto para o primórdio foliar. A diferenciação do xilema primário, por outro lado, ocorre depois, é descontínua e prossegue no sentido acrópeto para o primórdio foliar e basípeto em direção ao feixe vascular abaixo. As nervuras foliares hierarquicamente superiores diferenciam-se em uma ordem previsível A ordem hierárquica da vascularização foliar tem sido mais bem estudada em Arabidopsis. Em geral, o desenvolvimento e a padronização das nervuras avançam no sentido basípeto (Figura 19.21A, seta preta). Em outras palavras, a venação costuma estar em um estágio mais avançado de desenvolvimento no ápice de uma folha em formação do que em sua base. Durante a formação das nervuras, as células do meristema fundamental diferenciam-se em células do pré-procâmbio — um estado intermediário estável, entre células fundamentais e células procambiais, que é caracterizado, em Arabidopsis, pela expressão do fator de transcrição ATHBS. As células pré-procambiais são isodiamétricas (aproximadamente cúbicas) e pela forma não se distinguem das células do meristema fundamental. As divisões celulares do pré-procâmbio são paralelas à direção de crescimento do cordão vascular, resultando nas células alongadas características do procâmbio (Figura 19.21B). 569 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese (B) P3 removida = = = = = L = = = = —— 50 um 50 um P3 (D) P2 1]] ! Estrutura] vascular do 1 3 O padrão de formação das nervuras segue um curso estereotípico em Arabidopsis. O primeiro procâmbio que se forma no primórdio foliar — o traço foliar — representa a futura nervura primária ou nervura mediana. O pré-procâmbio secundário do primeiro par de nervuras secundárias,

com alças (seta alaranjada na Figura 19.21B), desenvolve-se para fora da nervura mediana. O pré-procâmbio do segundo par de alças da nervura secundária avança no sentido basípeto ou acrópeto. O terceiro e os outros pares de alças da nervura secundária avançam para fora da nervura mediana, em direção à margem foliar, e reconectam-se com outros cordões em extensão (setas pretas na Figura 19.214). O procâmbio diferencia-se a partir do pré-procâmbio simultaneamente ao longo do cordão procambial (linhas verdes na Figura 19.214). A diferenciação do xilema ocorre cerca de quatro dias mais tarde e pode desenvolver-se continuamente ou como ilhas descontínuas ao longo do cordão vascular (setas de cor violeta-purpúrea na Figura 19.214). A diferenciação exata dos tecidos vasculares dentro das nervuras depende da polaridade adaxial-abaxial normal da folha. Os quatro círculos mostrados na Figura 19.21C representam a diferenciação vascular na presença e na ausência de polaridade adaxial-abaxial. O círculo verde à esquerda representa o cordão procambial indiferenciado. Sob condições de polaridade adaxial-abaxial normal, o xilema desenvolve-se no lado adaxial, e o floema, no lado abaxial. Todavia, se a folha torna-se adaxializada, como nos mutantes phan, as células do xilema circundam o floema, enquanto nos mutantes abaxializados, como os

570 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) Pré-procâmbio 6 secundário Desenvolvimento (B) MA vascular total ne» Cordões Pré-procâmbio Procâmbio no sentido procambiais basípeto (O) DE. Nervuras : : terciárias e r secundárias | de ordens r superiores Cordões . vasculares Procâmbio Padrão de Padrão de Padrão de venação venação venação normal adaxializada abaxializada Figura 19.21 (A) Desenvolvimento do padrão de venação em folhas jovens. (B) Formação de células procambiais a partir de uma célula do pré-procâmbio. (C) Padrão de venação radial em folhas. Da esquerda para a direita: cordão procambial; padrão de venação normal; padrão de venação em mutantes adaxializados; padrão de venação em mutantes abaxializados. (De Lucas et al., 2013.) da família de genes KANADI, as células do floema circundam as células do xilema. A canalização da auxina regula a formação das nervuras de ordens superiores Do mesmo modo que atua durante o desenvolvimento de traços foliares, a PIN1 regula também a canalização da auxina durante a formação de nervuras foliares de ordens superiores. A PIN1 na camada epidérmica da folha em desenvolvimento direciona a auxina para os pontos de convergência ao longo da margem foliar (Figura 19.224). Esses pontos de convergência correspondem aos locais (A) (B) PC Gradiente de concentração de auxina (alto-baixo) —> Fluxo de auxina mediado por PIN1 onde serrações (ver Tópico 19.3 na internet) e hidatódios (discutidos a seguir) podem desenvolver-se. À medida que a concentração de auxina aumenta nessas regiões, o efluxo desse hormônio induz o fluxo de auxina mediado pela PIN1 a distanciar-se dos pontos de convergência em direção à nervura primária. Isso, por sua vez, causa a diferenciação do pré-procâmbio ao longo do trajeto do fluxo de auxina, formando finalmente uma nervura foliar secundária. Em folhas de Arabidopsis, a formação da nervura terciária pode resultar em alças que conectam as nervuras primária e secundária. Novamente, essa formação da nervura terciária é orientada pela canalização mediada por proteínas PIN1 (Figura 19.22B). A despeito das evidências abundantes correlacionando a distribuição de PIN1 na folha com a canalização da auxina e a formação das nervuras, os mutantes pinl surpreendentemente têm fenótipos moderados (FiguFigura 19.22 Modelo de formação de nervuras foliares de ordens superiores em Arabidopsis. (A) A auxina acumula-se em pontos de convergência

(PCs) nas margens foliares, onde as proteínas PIN1 direcionam o transporte desse hormônio. A canalização do transporte polar de auxina leva à diferenciação do procâmbio de nervuras secundárias. (B) As nervuras terciárias podem formar-se quando a auxina torna-se desviada por proteínas PIN1 associadas à nervura mediana. Tais nervuras terciárias podem formar alças que se conectam às nervuras secundárias. As setas vermelhas indicam a direção do fluxo de auxina mediado por PIN1. (De Petrásek e Friml, 2009.)

(A) (O pintlpin6 Tipo selvagem ra 19.23). Por exemplo, o mutante duplo foliar pin1/pin6 mostrado na Figura 19.23B tem uma forma alterada e um padrão de venação defeituoso, mas a estrutura hierárquica básica das nervuras ainda está intacta, indicando que outros fatores também contribuem para a canalização da auxina. Por exemplo, outros transportadores de auxina, como ABCB19, que ajuda as estreitas correntes de auxina canalizadas mediante exclusão desse hormônio das células vizinhas, e AUXI/LAX-permeases, que criam drenos de captação que aumentam o fluxo da auxina (ver Capítulo 17), podem ser capazes de manter a canalização na ausência de PIN1. A biossintese localizada da auxina é fundamental para os padrões de venação de ordens superiores Uma causa adicional de acumulação da auxina na margem foliar, além da canalização pela PIN1, baseia-se na biossíntese localizada desse hormônio. Conforme discutido anteriormente neste capítulo, a interface adaxial-abaxial desencadeia a expressão dos genes YUCCA (YUC). Considera-se que a produção da auxina nas margens foliares (A) (B) 150 um 571 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese Figura 19.23 As mutações que afeam o transporte ou a biossíntese de auxina alteram os padrões de venação oliar. (A) Folha do tipo selvagem (TS). (B) utante duplo pin7/pin6. Embora o padrão de venação do mutante seja defeiuoso, ele retém a hierarquia normal das nervuras. (C) Mutante quádruplo yuc7/ yuc2/yuc4/yuc6. Na ausência de biossinese significante de auxina, o padrão de venação é altamente reduzido. (A e B de Sawchuk et al., 2013; C de Cheng et al., 2006.) yucl/yuc2/yuc4lyuc6 estimule a expansão da lâmina. A acumulação da auxina é concentrada nas regiões dos hidatódios ao longo da margem foliar, onde os genes YUCCA são expressos (Figura 19.24A). Os hidatódios são poros especializados associados com as extremidades das nervuras na margem foliar, a partir dos quais a seiva do xilema pode exsudar na presença de pressão de raiz (ver Capítulo 4). A Figura 19.24B ilustra muito bem a canalização da auxina a partir de seu sítio de síntese na região do hidatódio para seu dreno — uma nervura em desenvolvimento. A importância da síntese da auxina para a venação foliar é drasticamente demonstrada pelos fenótipos de mutantes do gene YUCCA em Arabidopsis. Ao contrário do que é visto no fenótipo moderado do mutante duplo pinl/pin6 (ver Figura 19.23B), o padrão de venação

normal é quase inteiramente eliminado nos mutantes quádruplos yucl/yuc2/yuc4/yuc6, em que a biossíntese da auxina é substancialmente reduzida (ver Figura 19.23C). As poucas nervuras remanescentes sugerem que auxina residual está sendo sintetizada por uma rota biossintética diferente ou que uma rota independente da auxina pode direcionar uma formação limitada de nervuras.
Figura 19.24 Biossíntese de auxina em hidatódios de folhas de Arabidopsis, indicada pela expressão do gene repórter GUS governado pelo promotor DR5 responsivo à auxina. (A) Uma folha de Arabidopsis que foi clareada para revelar o corante azul. (B) Fluxo e canalização de auxina, a partir do hidatódio em direção à nervura foliar em desenvolvimento. (De Aloni et al., 2003.)

 Com base na abundância de evidências colhidas de outros estudos, pode-se reconstruir o processo de formação de nervuras como segue: 1. A auxina é sintetizada pelas proteínas YUCCA e acumula-se nas regiões dos hidatódios. 2. O efluxo da auxina a partir da margem induz a formação de PIN1 e a orientação polar em células próximas, promovendo o fluxo da auxina para longe de seu sítio de síntese. 3. Os exportadores ABCB intensificam a canalização mediante exclusão da auxina de praticamente todas as partes, excetuando uma estreita zona que leva ao desenvolvimento da nervura foliar, enquanto os transportadores da captação de AUXI/LAX criam drenos que aumentam os fluxos da auxina. 4. A auxina é captada pelas células da nervura em desenvolvimento; até que esteja completamente diferenciada, a nervura mantém o fluxo da auxina. (A) Figura 19.25 Vascularização dicotômica na planta vascular primitiva Psilotum nudum (a imagem mostra esporângio). (A) Parte aérea mostrando a ramificação dicotômica. (B) Ápice do caule mostrando o estabelecimento de dois MACs durante a formação de ramos. A, meristema apical do caule. (B de Takiguchi et al., 1996.) Ramificação e arquitetura da parte aérea A arquitetura da parte aérea e da inflorescência das plantas floríferas é determinada em grande parte pelos padrões de ramificação estabelecidos durante o desenvolvimento pós-embrionário. As primeiras plantas vasculares apresentavam ramificação dicotômica junto ao MAC, produzindo dois caules iguais. Essa condição persiste atualmente em algumas espécies de grupos vasculares inferiores (Figura 19.25) e de angiospermas, como certos cactos. A arquitetura da parte aérea das espermatófitas, ao contrário, é caracterizada por repetições múltiplas de um módulo básico denominado fitômero, que consiste em um entrenó, um nó, uma folha e um meristema axilar (Figura 19.26). As modificações de posição, tamanho e forma do fitômero individual, bem com variações na regulação da emergência da gema axilar, proporcionaram a base morfológica da notável diversidade da arquitetura da parte aérea nas espermatófitas. Ramos vegetativos e da inflorescência, assim como os primórdios florais produzidos pelas inflorescências, são derivados dos meristemas axilares iniciados nas axilas das folhas. Durante o desenvolvimento vegetativo, os meristemas axilares, da mesma forma que os meristemas apicais, iniciam a formação dos primórdios foliares,

resultando nas gemas axilares. Essas gemas ou ficam dormentes ou desenvolvem-se em ramos laterais, dependendo de sua posição ao longo do eixo do caule, do MAC N AR | 3 Ah No R co se [4) Fitômero | E Vime q W? wa Folha Meristema axilar , Cotilédone Coifa Ds Figura 19.26 Representação esquemática de um fitômero, o módulo básico da organização da parte aérea nas espermatófitas.

estágio de desenvolvimento da planta e de fatores (A) ambientais. Durante o desenvolvimento reprodutivo, os meristemas axilares iniciam a formação dos ramos da inflorescência e das flores. Por isso, o hábito de crescimento de uma planta depende não apenas dos padrões de formação dos meristemas axilares, mas também da identidade do meristema e de suas características de crescimento subsequente. A iniciação dos meristemas axilares envolve muitos dos mesmos genes da iniciação foliar e da emergência da lâmina A biossíntese, o transporte e a sinalização da auxina são necessários para a iniciação dos meristemas axilares, o que é demonstrado pelo fato de que os mutantes defeituosos nessas rotas não conseguem formar novos meristemas axilares. A iniciação dos meristemas axilares envolve três etapas principais: posicionamento correto das células iniciais, delineamento dos limites dos meristemas e estabelecimento do meristema apropriado. Conforme já discutido neste capítulo, o transporte de auxina mediado por PIN1 ajuda a determinar os sítios dos primórdios foliares e também é importante para a formação dos meristemas axilares. Não surpreende que as evidências genéticas indiquem uma considerável sobreposição nas redes gênicas envolvidas na iniciação dos primórdios foliares, serrações nas margens foliares e meristemas axilares. Por exemplo, mutações nos genes LATERAL SUPPRESSOR (LAS) do tomateiro (Solanum lycopersicum) (Figura 19.27) e Arabidopsis causam um bloqueio completo na formação das gemas axilares durante a fase vegetativa do desenvolvimento; resultados similares foram observados no arroz (Oryza sativa). Coerente com essa constatação, demonstrou-se que mRNA de LAS acumula-se nas axilas dos primórdios foliares, onde novos meristemas axilares se desenvolvem (Figura 19.28). Os padrões de expressão dos genes LAS são semelhantes aos dos genes CUC, que, conforme discutido anteriormente, regulam a formação dos meristemas do caule embrionário e especificam os limites dos órgãos laterais. Outros dois genes que são requeridos para a formação de gemas axilares normais em Arabidopsis são REGULATOR OF AXILLARY MERISTEM FORMATION (ROX) da proteína DHLH e REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS (RAX) do fator de transcrição MYB. Auxina, citocininas e estrigolactonas regulam a emergência das gemas axilares Uma vez formados, os meristemas axilares podem entrar em uma fase de crescimento altamente restrito (dormência) ou

podem ser liberados para formar ramos axilares. A decisão de “ir ou não ir” é determinada pela programação do desenvolvimento e por respostas ambientais mediadas por fitormônios que atuam como sinais locais e 573 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese Mutante /s Tipo selvagem (B) Figura 19.27 | O mutante do tomateiro lateral suppressor (Is) mostra defeitos na formação das gemas axilares. (A) Uma planta do tipo selvagem. (B) O mutante /s. As gemas axilares não se formam na maioria das axilas foliares. (Cortesia de Klaus Theres.) de longa distância. As interações das rotas de sinalização hormonal coordenam as taxas de crescimento relativo de ramos diferentes e o ápice do caule, que, por fim, determinam a arquitetura da parte aérea. Os principais hormônios envolvidos são auxina, citocininas e estrigolactonas (ver Capítulo 15). Todos os três tipos de hormônios são produzidos em quantidades variáveis na raiz e na parte aérea, mas sua translocação permite que eles exerçam efeitos muito distante de seus sítios de síntese (Figura 19.29). A auxina é sintetizada predominantemente em folhas jovens e no ápice do caule; ela é transportada em direção Iniciais das gemas axilares Figura 19.28 Acumulação do mRNA dos LATERAL SUPPRESSOR nas regiões das gemas axilares de um ápice de Arabidopsis. P1-P4 = primórdios foliares. (De Greb et al., 2003.)

574 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento —> Auxina —> Citocininas —>» Estrigolactonas Síntese de auxina Ss Proteínas Xilema Transporte EIN | basípeto ny 1 Va t Transporte 1 acrópeto f | | f | f] | Síntese de < li citocininas e estrigolactonas p) | à raiz, em uma corrente especializada de transporte polar via proteínas ABCB e PIN no cilindro vascular e na bainha amilífera ou endoderme (ver Capítulo 18). A auxina pode também ser transportada no floema, onde se move por fluxo de massa da fonte para o dreno (ver Capítulo 11). As estrigolactonas são transportadas para fora dos sítios de síntese via transportadores ABC de membrana plasmática e movem-se no xilema da raiz para a parte aérea. As citocininas, igualmente, são transportadas dos sítios de síntese para o xilema por um transportador ABC e também podem mover-se no floema. Consequentemente, existe um considerável campo de ação para comunicação de longa distância através desses hormônios. A auxina da extremidade do caule mantém a dominância apical O papel da auxina na regulação do crescimento das gemas axilares é demonstrado mais facilmente em experimentos sobre dominância apical, que é o controle exercido pelo ápice do caule sobre as gemas axilares e os ramos abaixo. As plantas com dominância apical forte em geral são fracamente ramificadas e mostram uma resposta de ramificação intensa à decapitação (remoção das folhas em crescimento ou expansão e do ápice do caule). As plantas com dominância apical fraca em geral são bastante ramificadas e mostram uma pequena, quando muito, resposta à decapitação. Mais de um século de evidências experimentais sugere que, em plantas com dominância apical forte, a auFigura 19.29 Transporte de longa distância de três hormônios que regulam a ramificação da parte aérea: auxinas, citocininas e estrigolactonas. A auxina é produzida predominantemente nas folhas jovens em expansão e é transportada no sentido basípeto por transporte polar mediado por PIN1. As estrigolactonas e as citocininas são sintetizadas principalmente na raiz e podem apresentar translocação acrópeta para a parte aérea via xilema. Esses dois hormônios podem também ser sintetizados em tecidos da parte aérea adjacentes às gemas axilares. (De Domagalska e Leyser, 2011.) xina produzida no ápice do caule inibe o crescimento das gemas axilares. Em plantas com dominância apical forte, os mutantes com diminuição do transporte de auxina em direção à raiz

exibem aumento da ramificação, e o tratamento do ápice do caule com inibidores do transporte de auxina resulta em aumento da ramificação. A adição de auxina ao caule no ponto de excisão apical inibe o crescimento, ao passo que a aplicação de inibidores do transporte de auxina ao caule libera as gemas axilares abaixo da dominância apical (Figura 19.304). Os floricultores tiram proveito desse fenômeno, quando “beliscam” crisântemos com dominância apical forte para produzir densas moitas cupuliformes de inflorescências. As estrigolactonas atuam localmente para reprimir o crescimento das gemas axilares As estrigolactonas atuam em combinação com a auxina durante a dominância apical. Mutantes de Arabidopsis com defeito na biossíntese (max1 [more axillary growth1], max3 ou max4) ou na sinalização de estrigolactonas (mmax2) mostram aumento da ramificação sem decapitação (Figura 19.30B). A enxertia do caule do mutante com defeito na biossíntese sobre uma raiz do tipo selvagem restaura a dominância apical, indicando que a estrigolactona pode se mover da raiz Figura 19.30 O crescimento das gemas axilares é inibido por auxina e estrigolactonas. (A) Experimento fisiológico clássico demonstrando o papel da auxina na dominância apical. Em caules decapitados, a gema axilar fica livre da dominância apical. A aplicação de auxina na extremidade cortada impede o crescimento de gemas. A aplicação de um inibidor do transporte polar de auxina para o caule provoca o crescimento de gemas abaixo do local da aplicação. (B) Experimentos de enxertia realizados com mutantes defeituosos na biossíntese de estrigolactonas ou na sinalização que aumentou a ramificação. A enxertia de raízes dos mutantes da biossíntese de estrigolactonas (max1, max3 ou max4) às raízes do tipo selvagem restaurou a ramificação do caule dos níveis de mutante para os do tipo selvagem. A enxertia de raízes do mutante de sinalização de estrigolactonas max2 sobre os caules do tipo selvagem e mutantes de síntese max1, max3 ou max4 também impediu o crescimento de gemas, demonstrando que max2 pode produzir o sinal nas raízes, embora elas não possam responder a ele. O hormônio inibidor pode também ser produzido no caule, pois a enxertia do caule do tipo selvagem sobre as raízes deficientes de estrigolactonas (max7, max3 ou max4) não aumenta o número de ramos. (De Domagalska e Leyser, 2011.)

Mutante max1;3;4 Caule de max1;3;4, raiz de tipo selvagem Caule de max2, raiz Caule de tipo selvagem, Caule de max1;3/4, Caule de tipo selvagem, de tipo selvagem raiz de max2 raiz de max2 raiz de max71;3;4 Auxina Inibidor do transporte de auxina (A) | Coto , Planta intacta Decapitado Decapitado Inibidor PAT mais AIA (B) = Tipo selvagem

A (0) (0) te 1.A hidrolase Estrigolactona a-/B-dobra, D14, liga-se e reage com a estrigolactona, mudando sua conformação para a forma ativa, D14*. a-/B-dobra) 4. D14* hidrolisa a estrigolactona e libera os produtos da hidrólise. D14 desliga-se do complexo SCFMAX2 & retorna à sua conformação original, o que lhe permite responder a um novo sinal da estrigolactona. para a parte aérea. No entanto, a estrigolactona derivada da raiz não é requerida para a repressão das gemas, pois os caules do tipo selvagem enxertados nas raízes deficientes de estrigolactona têm dominância apical normal. Esse resultado sugere que as estrigolactonas que reprimem o crescimento das gemas geralmente provêm do interior do caule. Os genes que regulam a biossíntese e a recepção das estrigolactonas são conservados nas plantas superiores. As estrigolactonas são produzidas nos plastídios do B-caroteno por três enzimas de plastídios de ação sequencial que devem estar localizadas na mesma célula: D27, uma carotenoide isomerase, e CCD7 e CCDS, que são dioxigenases de clivagem do carotenoide (ver Capítulo 15). O produto, um apocarotenoide denominado carlactona, pode mover-se entre as células, mas deve passar por duas etapas de oxigenação para produzir uma estrigolactona bioativa. As etapas da oxigenação são catalisadas por um citocromo citosólico P450. As estrigolactonas são percebidas por um complexo proteico contendo uma proteína hidrolase com a.-/B-dobra e uma proteína F-box (D14 e MAX2, respectivamente) (Figura 19.31). O mecanismo de sinalização aparenta similaridade com o mecanismo de sinalização da giberelina (ver Figuras 15.33 e 15.34) e envolve proteínas-alvo para degradação por ubiquitinação. As citocininas antagonizam os efeitos das estrigolactonas A aplicação direta de citocinina nas gemas axilares estimula seu crescimento, sugerindo que as citocininas estão envolvidas na quebra da dormência apical. Coerente com Figura 19.31 Modelo de sinalização de ubiquitina ligase de estrigolactona. (De Janssen e Snowden, 2012.) MAX2A, DAD2, PSK (Skp) e Cullin são componentes do complexo ubiquitina ligase SCFMA*2, 2. D14* interage com a proteína F-box, MAX2, e outros parceiros do complexo ubiquitina ligase SCFMAX2, PSK (Skp) 3. Proteína(s)-alvo são reconhecidas pelo complexo D14*-SCFMAX2 e ubiguitinadas. (hidrolase com a-/ e [IES Ubiquitinação AN essa hipótese, após a decapitação de ervilhas, a expressão de

dois genes da biossíntese da citocinina (IPT1 e IPT?) aumenta no segundo caule nodal, sugerindo que a auxina do ápice do caule normalmente reprime esses genes. Isso foi confirmado pela incubação de segmentos de caule com e sem auxina; a expressão de IPT1 e IPT2 persistiu somente em segmentos incubados sem auxina. Além disso, a aplicação do ácido 2,3,5-tri-iodobenzoico (TIBA) inibidor do transporte de auxina ao redor do entrenó provocou o aumento da expressão de IPT1 e IPT2 abaixo do sítio de aplicação, demonstrando que esses genes normalmente são reprimidos pela auxina transportada para baixo a partir do ápice do caule. Desse modo, parece que as citocininas envolvidas na quebra da dormência apical são sintetizadas localmente no nó, e não transportadas a partir da raiz. A Figura 19.32 apresenta um modelo simplificado para as interações antagônicas entre citocinina e estrigolactona. A auxina mantém a dominância apical por estimulação da síntese da estrigolactona pelo gene MAX4. Em eudicotiledôneas, a estrigolactona, então, ativa o gene para BRANCHEDI (BRC1), um fator de transcrição que suprime o crescimento das gemas axilares. Além da ativação de BCRI1, a estrigolactona também inibe a biossíntese da citocinina mediante regulação negativa dos genes IPT. A citocinina, ao contrário, inibe a ação de BRC1 e impede a biossíntese da estrigolactona induzida pela auxina. No arroz, o homólogo de BRC1, FINE CULMI (FC1), é o alvo da sinalização da estrigolactona, enquanto, no milho, TEOSINTE BRANCHEDI (TB1) é o gene primário que regula a ramificação. Esse gene é responsável

Auxina N IPT V] Estrigolactona Citocinina V BRC1 Il Crescimento da gema axilar Pá Figura 19.32 Rede hormonal de regulação da dominância apical. A auxina do ápice do caule promove a síntese de estrigolactona na área nodal via gene MAX4. Em eudicotiledôneas, a estrigolactona exerce regulação para cima sobre o gene BRANCHEDI (BRC1) e regulação para baixo sobre genes /PT. BRC1 inibe o crescimento das gemas axilares. A estrigolactona também inibe a biossíntese de citocinina, que, de outra forma, impediria a produção de BRC1. (De El-Showk et al., 2013.) por uma característica importante envolvida na domesticação do milho, transformando o teosinto, progenitor do milho e altamente ramificado, em um fenótipo moderno, com uma desejável ramificação mais reduzida (Figura 19.33). O sinal inicial para o crescimento das gemas axilares pode ser um aumento na disponibilidade de sacarose para a gema Evidências recentes indicam que a própria sacarose pode servir como sinal inicial no controle do crescimento da (A) (B) Teosinto (Zea mays ssp. parviglumis) Milho (Zea mays ssp. mays) Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese | 577 gema (Figura 19.34). Em indivíduos de ervilha, o crescimento da gema axilar é iniciado cerca de 2,5 horas após a decapitação. Isso representa 24 horas antes de qualquer declínio detectável no nível de auxina no caule adjacente à gema axilar, sugerindo que um decréscimo na auxina proveniente da extremidade ocorre muito lentamente para iniciar o crescimento da gema. Estudos usando sacarose marcada com "C, ao contrário, demonstraram que a concentração desse açúcar derivada da folha no caule adjacente à gema começa a diminuir em menos de 2 horas após a decapitação. Esse declínio é motivado pela absorção de açúcares pela gema axilar. Portanto, depois da decapitação, o crescimento da gema no caule inferior é iniciado antes do esgotamento da auxina, mas após o esgotamento da sacarose no caule adjacente à gema. Como consequência da decapitação, o fornecimento de carbono endógeno às gemas axilares aumenta no limite de tempo suficiente para induzir a emergência da gema. A dominância apical é, portanto, regulada pela forte atividade de dreno da extremidade em crescimento, que limita a disponibilidade de açúcar para as gemas axilares. Contudo, o crescimento sustentado das gemas requer o esgotamento da auxina igualmente no caule adjacente à gema. A integração de sinais ambientais e

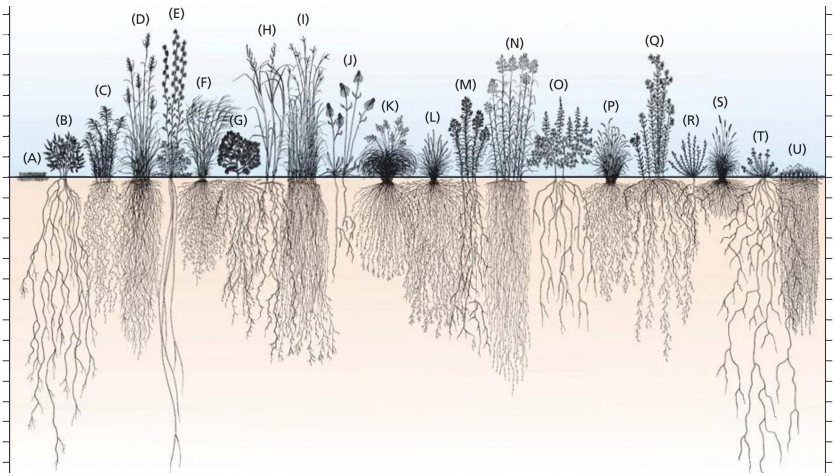
hormonais de ramificação é necessária para a eficácia biológica (fitness) das plantas Em alguns casos, a planta pode ajustar seu padrão de ramificação do caule em resposta às condições ambientais. Dois exemplos clássicos são a resposta de evitação à sombra e a resposta à deficiência de nutrientes. Ambas as respostas envolvem as rotas reguladoras supradescritas. Figura 19.33 Comparação de teosinto (Zea mays ssp. parviglumis) e milho moderno (Zea mays ssp. mays). (À esquerda, fotografia cedida por Paul Gepts.)

578 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento -—> Auxina =—)> Açúcares Emergência e crescimento da gema Auxina Açúcares Ly Emergência e crescimento da gema L + Emergência e crescimento da gema Intacta Decapitada Figura 19.34 A dominância apical é regulada pela disponibilidade de açúcares. Após a decapitação, os açúcares, que normalmente fluem em direção à extremidade do caule via floema, acumulam-se rapidamente nas gemas axilares, estimulando seu crescimento. Ao mesmo tempo, a perda do fornecimento apical de auxina resulta no esgotamento desse hormônio no caule. No entanto, o esgotamento da auxina é relativamente lento e, portanto, as gemas em crescimento localizadas na parte superior do caule são afetadas antes daquelas da parte inferior. Neste modelo, a auxina está envolvida predominantemente nos estágios finais do crescimento do ramo (De Mason et al., 2014.) As plantas evitam a sombra intensificando o alongamento do caule e suprimindo a ramificação. A evitação da sombra envolve a sinalização do fitocromo B, em resposta ao decréscimo da razão das luzes R:FR que resulta quando a luz solar é filtrada pelas folhas verdes contendo clorofila (ver Capítulo 18). Estudos genéticos em Arabidopsis têm mostrado que o fitocromo B requer rotas de sinalização de auxina e de estrigolactona, bem como genes BRC1 e BRC2 específicos de gemas, para inibir o crescimento de gemas axilares sob condições de sombra. A resposta à deficiência de nutrientes é mediada por estrigolactonas. As plantas bem nutridas são bastante ramificadas, ao passo que as plantas crescendo sob condições nutricionais pobres tendem a ser pouco ramificadas. O envolvimento das estrigolactonas nessa resposta de ramificação presumivelmente relaciona-se, do ponto de vista evolutivo, ao papel desses hormônios no aumento da obtenção de nutrientes. As espécies vegetais micorrízicas secretam estrigolactonas para a rizosfera, a fim de promover a simbiose e intensificar a captação de nutrientes. Os detalhes variam nas diferentes espécies vegetais, mas, mesmo nas não micorrízicas, os níveis de estrigolactonas na parte aérea são elevados sob condições nutricionais poAuxina Açúcares Auxina Açúcares bres. O aumento em estrigolactona suprime o crescimento das gemas axilares. A ramificação reduzida em resposta à deficiência nutricional é adaptativa, pois a planta é capaz de concentrar seus recursos no desenvolvimento do caule principal e dos ramos existentes, em vez

de promover o crescimento de ramos adicionais que não podem ser sustentados pelo suprimento de nutrientes. A dormência das gemas axilares em plantas lenhosas é afetada pela estação do ano, pela posição e pela idade Em resposta a diversos fatores ambientais e de idade, as plantas lenhosas perenes produzem gemas dormentes protegidas por escamas especializadas (Figura 19.35). Os principais fatores ambientais que influenciam a dormência das gemas abrangem temperatura, luz, fotoperíodo, água e nutrientes. A posição da gema e a idade da planta também são fatores importantes. O relógio circadiano e os genes do florescimento como FT, CO e TFL1, junto com o fitocromo A, estão envolvidos no controle da dormência em árvores deciduais, em relação às exigências do fotoperíodo e do resfriamento. Em indivíduos do álamo, por exemplo, um alvo estabelecido desse sistema regulador é o ciclo celular em gemas. Mesmo em plantas herbáceas, as rotas que regulam o florescimento em resposta ao fotoperíodo interagem com rotas que regulam o crescimento das gemas axilares. Por exemplo, mutantes da ervilha-de-jardim (Pisum sativum) que ramificam pela ação de estrigolactonas mostram mudanças drásticas na posição e no número de ramos axilaEscamas da gema Figura 19.35 Gemas axilares dormentes da castanha-da-índia (Aesculus hippocastanum) protegidas por escamas.

res, quando cultivadas sob fotoperíodos diferentes (mesmo antes da abertura das flores), e os genes do florescimento afetam a ramificação em nós caulinares de Arabidopsis. Arquitetura do sistema de raízes Os sistemas de raízes constituem o elo fundamental entre a parte aérea e a rizosfera, proporcionando nutrientes vitais e água para sustentar o crescimento. Além disso, as raízes ancoram e estabilizam a planta, permitindo o crescimento dos órgãos vegetativos e reprodutivos acima da superfície do solo. Uma vez que as raízes funcionam em condições de solo heterogêneo e muitas vezes em modificação, elas devem ter capacidade de adaptação, para garantir um fluxo estável de água e nutrientes para a parte aérea sob condições diversificadas. Pesquisas recentes sobre a estrutura dos sistemas de raízes têm sido conduzidas por avanços em sua avaliação total (phenotyping) (ver Tópico 19.4 na internet). Esses e outros estudos mostraram que as plantas desenvolveram complexos mecanismos de controle que regulam a arquitetura dos sistemas de raízes. 5Nwrua so V D “ | voar wnN 579 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese As plantas podem modificar a arquitetura de seus sistemas de raízes para otimizar a absorção de água e nutrientes A arquitetura do sistema de raízes é a configuração espacial do conjunto de raízes no solo. Mais especificamente, a arquitetura do sistema de raízes refere-se à disposição geométrica das raízes individuais dentro do sistema nas três dimensões do solo. Esses sistemas são compostos de tipos de raízes diferentes; as plantas são capazes de modificar e controlar os tipos de raízes que produzem, os ângulos das raízes, as velocidades de crescimento das raízes e o grau de ramificação. As variações intra e interespecíficas na arquitetura do sistema de raízes têm sido vinculadas à obtenção de recursos e ao crescimento. Conforme ilustrado na Figura 19.36, a arquitetura do sistema de raízes varia amplamente entre as espécies, mesmo aquelas vivendo no mesmo hábitat. Figura 19.36 Diversidade dos sistemas de raízes em espécies vegetais campestres. (A) Grama-azul-do-Kentucky (G) Áster-do-urzal (Aster ericoides) (B) Planta-chumbo (H) “Prairie cord grass” (Amorpha canescens) (Spartina pectinata) (C) Vara-de-ouro-do-Missouri (l) “Big blue stem” (Solidago missourienis) (Andropogon gerardii) (D) Capim-da-índia (Sorghastrum nutans) (E) “Compass plant” (Silphium laciniatum) (F) Capim-porco-espinho (Stipa spartea) (Poa pratensis) (Echinacea pallida) (K) “Prairie

dropseed” (1) “Pale purple coneflower” (O) “White wild indigo” (Sporobolus heterolepis) (Q) “Rosin weed” é y (Silohium perfoliatum) (R) “Purple prairie clover” (Petalostemum purpureum) (S) Capim-de-junho (Koeleria cristata) (Baptisia leucantha) (T) “Cylindric blazing star (P) “Little blue stem” (Liatris cylindracea) (Andropogon scoparius) (U) Grama-de-búfalo (Buchloe dactyloides) (L) “Side oats gramma” (Bouteloua curtipendula) (M) Falso-eupatório (Kuhnia eupatorioides) (N) “Switch grass” (Panicum virgatum) u



 (A) (B) Raízes coronais Raízes laterais Raízes seminais As monocotiledôneas e as eudicotiledôneas diferem na arquitetura de seus sistemas de raízes Antes de examinar as complexidades da arquitetura dos sistemas de raízes, é importante compreender como eles estão organizados e como diferem nas monocotiledôneas e nas dicotiledôneas. Os sistemas de raízes de monocotiledôneas e de eudicotiledôneas são mais ou menos similares em estrutura, consistindo em uma raiz primária de origem embrionária (a radícula), raízes laterais e raízes adventícias. Contudo, existem diferenças significantes em seus sistemas de raízes. Os sistemas de raízes das monocotiledôneas em geral são fasciculados e mais complexos do que os das eudicotiledôneas, especialmente nos cereais. Por exemplo, o sistema de raízes de plântulas do milho consiste em uma raiz primária que se desenvolve da radícula, raízes seminais (raízes adventícias que se ramificam a partir do nó escutelar) e raízes coronais de origem pós-embrionária (Figura 19.37). As raízes primária e seminais são altamente ramificadas. As raízes coronais, também chamadas de “raízes-escora”, são adventícias derivadas dos nós inferiores do caule. Embora não sejam importantes nas plântulas, ao contrário das raízes primária e seminais, as raízes coronais continuam a se formar, se desenvolver e se ramificar durante o crescimento vegetativo. Assim, o sistema de raízes coronais constitui a grande maioria do sistema de raízes nos indivíduos adultos do milho. O sistema de raízes de uma eudicotiledônea jovem consiste na raiz primária (ou raiz pivotante) e em suas raízes ramificadas. À medida que o sistema de raízes amadurece, raízes basais surgem da base da raiz pivotante. Além disso, raízes adventícias podem surgir de caules subterrâneos ou do hipocótilo e podem superficialmente ser consideradas análogas às raízes coronais adventícias de cereais. O sisteFigura 19.37 (A) Sistema de raízes de uma plântula de milho com 14 dias composto de raiz primária derivada da radícula, raízes seminais derivadas do nó escutelar, raízes coronais de origem pós-embrionária que surgem nos nós acima do mesocótilo e raízes laterais. (B) Sistema de raízes de um indivíduo maduro de milho. (A de Hochholdinger e Tuberosa, 2009.) ma de raízes da soja, como uma eudicotiledônea representativa, está exibido na Figura 19.38, onde as raízes pivotante, ramificadas, basais e adventícias podem ser vistas. A

arquitetura do sistema de raízes muda em resposta às deficiências de fósforo O fósforo, junto com o nitrogênio, é o nutriente mineral mais limitante para a produção das culturas vegetais (ver Capítulos 5 e 13). A limitação do fósforo é um problema particular em regiões tropicais, onde os solos ácidos altamente intemperizados tendem a fixar fortemente esse elemento, tornando-o, em grande parte, indisponível para as raízes. Os sistemas de raízes passam por alterações morfológicas bem documentadas em resposta à deficiência de fósforo. Essas respostas podem variar um pouco de espécie para espécie, mas em geral abrangem uma redução no alongamento da raiz primária, um aumento na proliferação e no alongamento de raízes laterais e um aumento na quantidade de pelos. O fósforo, sempre na forma de ânion fosfato, é imóvel no solo, porque se liga fortemente aos óxidos de ferro e alumínio nas partículas de solos argilosos ou é fixado como fósforo biológico dentro de microrganismos do solo. Portanto, especialmente nos solos pobres em fósforo, a maior parte desse elemento fica retida nos horizontes (camadas) superficiais. A deficiência de fósforo pode desencadear “a captação na camada superior do solo” pelas plantas. Alguns genótipos de feijoeiro, por exemplo, respondem à deficiência de fósforo produzindo mais raízes laterais adventícias, diminuindo o ângulo de crescimento dessas raízes (em relação ao caule) — de modo que elas são mais superficiais —, aumentando a quantidade de raízes laterais que emergem da raiz pivotante e aumentando a densidade e o comprimento dos pelos (Figura 19.39). Essas mudanças na arqui

Figura 19.38 Sistema de raízes da soja, mostrando a raiz primária (raiz pivotante), as raízes ramificadas, as raízes basais e as raízes adventícias. (Cortesia de Leon Kochian.) tetura do sistema de raízes convergem para dispor mais raízes na camada superior do solo, onde se encontra a maior parte do fósforo. Essas descobertas e outras similares de genótipos “eficientes no uso do fósforo” permitiram aos pesquisadores reproduzirem atributos da arquitetura dos sistemas de raízes no feijoeiro e na soja para adaptar melhor essas culturas a solos com pouco fósforo. Quando são colocadas em solo com suprimentos adequados de fósforo, as raízes precisam ainda solubilizar e absorver o fosfato. Essas tarefas são facilitadas por uma gama de processos bioquímicos, como a liberação de ácidos orgânicos no solo para solubilizar o fosfato de fosfatos de alumínio e de ferro, a liberação de fosfatases para solubilizar o fósforo orgânico, a Capítulo 19 e Raiz adventícia Raiz basal Raiz ramificada acidificação da rizosfera e um aumento da abundância de transportadores de fosfatos na membrana plasmática (ver Capítulos 5 e 13). As plantas eficientes no uso do fósforo têm essas adaptações bioquímicas mais acentuaFigura 19.39 Captação de fósforo na camada superior do solo por genótipos do feijoeiro eficientes no uso desse elemento. (De Lynch, 2007.) Genótipos não adaptados Genótipos adaptados Camada superior [o [o NEo) o) Subsolo < < — prrermeoem E Menor diâmetro das raízes Crescimento Vegetativo e Organogênese 581 Raiz pivotante Raízes basais mais superficiais “| das raízes Micorrizas Pelos das raízes mais longos e mais densos Mais exsudados: ácidos orgânicos, prótons, fosfatases

582 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento das, maximizando sua capacidade de extrair esse elemento de solos pobres. As respostas da arquitetura do sistema de raízes à deficiência de fósforo envolvem redes reguladoras localizadas e sistêmicas Redes reguladoras localizadas e sistêmicas estão envolvidas na adaptação da arquitetura do sistema de raízes à deficiência de fósforo. As raízes individuais são capazes de responder localmente a trechos deficientes de fósforo na rizosfera; os hormônios desempenham papéis importantes na reprogramação local do desenvolvimento das raízes, para facilitar a captação mais eficiente de fósforo por aquela parte do sistema de raízes. Contudo, se uma planta passa por deficiência de fósforo prolongada, uma sinalização sistêmica entra em funcionamento. A regulação sistêmica de respostas à deficiência de fósforo está resumida na Figura 19.40. Ela envolve inicialmente transporte por longa distância de sinais da raiz para a parte aérea via xilema. Os sinais da raiz para a parte aérea podem incluir o próprio íon fosfato, bem como açúcares, citocininas, estrigolactonas e possivelmente outros sinais ainda não identificados. A chegada desses Figura 19.40 O mecanismo sensor de fosfato envolve comunicação entre a raiz e a parte aérea. A deficiência de fosfato no solo resulta no movimento de diversos sinais de estresse no xilema para a parte aérea (setas pretas), onde alteram o desenvolvimento e desencadeiam mecanismos homeostáticos do fósforo. Após, sinais adicionais que se originam em folhas-fonte se movem, via floema, para folhas-dreno e raízes, onde podem afetar o desenvolvimento e respostas ao estresse por fósforo (setas purpúreas). P, fosfato. (De Zhang et al., 2014.) 3. Sinais hormonais podem afetar os padrões de ramificação e a homeostase do fósforo. Parte aérea Raiz 1. Sinais de estresse derivados da raiz P, citocininas, estrigolactonas) sinais de estresse às células-alvo nas folhas-fonte desencadeia eventos adicionais de sinalização. Subsequentemente, os sinais de longa distância partindo da parte aérea — incluindo siRNAs e miRNAs, mRNAs, proteínas, sacarose e outros sinais não identificados — são transportados via floema para diversos drenos, onde regulam o crescimento da planta e a homeostase do fósforo. Esses drenos abrangem os meristemas apicais da raiz e do caule. Por exemplo, miR399 (um miRNA) é induzido e transportado via floema para a raiz sob condições de estresse por fósforo, onde suprime a expressão

de uma ubiquitina E2-conjugase putativa, que é envolvida na degradação de transportadores de fosfato na raiz. A supressão da ubiquitinação mediada por miR399 em resposta à deficiência de fósforo resulta na promoção do transporte de fosfato na raiz. Além disso, genes atuando a jusante da rota de sinalização de miR399 regulam o carregamento de fosfato para o xilema e codificam um transportador de fosfato na membrana plasmática. Até agora, parece que todos os miRNAs da deficiência de fósforo que são transportados para a raiz via floema estão envolvidos na regulação dos processos de transporte de fosfato na raiz, e não no desenvolvimento da raiz. Entretanto, é provável que outros sinais móveis no floema, ainda não identificados, desempenhem um papel na alteração da arquitetura do sistema de raízes. Conforme o modelo na Figura 19.40 indica, a deficiência de fósforo aumenta a abundância de mRNAs de IAA18 e IAA28; esses MRNAs são transportados para a raiz em tomateiros, alterando a sensibilidade à auxina na raiz e a formação de raízes laterais. 2. Sinais de longa distância derivados da parte aérea (p. ex., siRNAs, mRNAs, proteínas e sacarose) são transportados via floema, das folhas-fonte para as folhas-dreno e as raízes, onde regulam o crescimento, o desenvolvimento e a homeostase do fósforo. 5. Transcritos de / AA18 e /AA28 movem-se pelo floema e podem inibir o crescimento de raízes laterais. desencadeados pela deficiência de fósforo são transportados no xilema para a parte aérea, afetando seu crescimento e sua arquitetura, como a ramificação. a 4. Sacarose e outros sinais da parte aérea podem regular a iniciação das raízes laterais, a formação de aerênquima, o desenvolvimento de pelos de raízes e o transporte de fosfato.

As redes micorrízicas ampliam a arquitetura do sistema de raízes em todos os principais ecossistemas terrestres Conforme foi discutido no Capítulo 5, as micorrizas fúngicas são quase ubíquas na natureza e exercem um papel importante na nutrição mineral de plantas individualmente. Além disso, estudos recentes têm mostrado que comunidades inteiras de plantas costumam ser ligadas por associações micorrízicas, que formam redes nutricionais. Uma rede micorrízica é definida como um micélio micorrízico comum ligando as raízes de duas ou mais plantas. Por décadas, os cientistas têm se admirado com as evidências de que redes micorrízicas podem transferir nutrientes orgânicos e inorgânicos, especialmente fosfato, entre os sistemas de raízes de indivíduos de resto separados. A transferência de nutrientes por longas distâncias mediante rotas hifais diretas aparece ocorrer pelo fluxo de massa, acionado por gradientes de fonte-dreno gerados pelas diferenças de nutrientes entre plantas. Por seus efeitos na nutrição vegetal, as redes micorrízicas facilitam o estabelecimento de plântulas, promovem o crescimento vegetativo e acentuam as respostas das plantas ao estresse biótico e abiótico em uma ampla gama de ecossistemas. Em nível de ecossistema, as redes micorrízicas exercem um papel importante na ciclagem do carbono, de nutrientes e da água. Nos últimos anos, o uso de técnicas moleculares tem esclarecido a natureza e a amplitude das redes micorrízicas entre árvores florestais e entre plantas de estratos inferiores e de estratos superiores nas comunidades. Por exemplo, as sequências de DNA microssatélite (repetições curtas em série) têm sido empregadas como marcadores moleculares para estudar a topologia espacial de genetas (colônias clonais) de fungos micorrízicos no gênero Rhizopogon. Em uma floresta do abeto-de-douglas (Pseudotsuga menziesii), a maior parte das árvores em uma parcela de 30 x 30 m estava interconectada por uma rede micorrízica complexa de Rhizopon vesiculosus e R. vinicolor. A árvore mais altamente conectada estava ligada a outras 47 árvores por oito genetas de R. vesiculosus e três genetas de R. vinicolor. A interconectividade das árvores dessa floresta ilustra a surpreendente complexidade de fluxo de nutrientes em ecossistemas florestais, que necessitará ser considerada em estudos futuros dos efeitos das mudanças climáticas na produtividade florestal. Crescimento secundário Todas as gimnospermas e a maioria das eudicotiledôneas — incluindo

arbustos lenhosos e árvores, assim como espécies herbáceas grandes — desenvolvem meristemas laterais responsáveis pelo crescimento radial (crescimento em largura de caules e raízes). O crescimento que resulta dos meristemas laterais é denominado crescimento secundário (Figura 19.41; ver também Figura 1.5). Dois tipos de meristemas laterais estão envolvidos no crescimento secundário: o câmbio vascular, que produz o sistema vascular secundário, e o câmbio suberoso ou felogênio, que produz a periderme, o conjunto de camadas proteto583 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese Célula fusiforme Célula do raio EH Súber EM Felogênio EH Raio do floema EM Floema primário EM Floema secundário EM Zona cambial E Raio do xilema E Xilema secundário EM Xilema primário Em Medula Figura 19.41 Anatomia de um caule lenhoso. A zona do câmbio vascular (região vermelha) consiste em uma única camada de células cambiais e suas derivadas imediatas em cada lado; ela é circundada por camadas externas de células do floema secundário (preto) e camadas internas de células do xilema secundário (verde-claro). O floema primário (azul-escuro), o xilema primário (verde-escuro) e a medula (azul-claro) também são mostrados. A periderme abrange o felogênio (camada celular castanha) e o felema (células suberosas, em marrom). A casca inclui todos os tecidos externos ao câmbio vascular. A maioria das espécies arbóreas de gimnospermas e angiospermas contém fileiras de células radiais que exercem um papel no transporte e na armazenagem de nutrientes. (De Risopatron et al., 2010.) ras externas do corpo vegetal secundário. O crescimento secundário via câmbio vascular surgiu repetidamente durante a evolução de plantas vasculares, e muitos grupos extintos exibem tecidos vasculares secundários conspícuos. As monocotiledôneas como um grupo carecem de um câmbio vascular, razão pela qual não exibem crescimento secundário. Os membros das Arecaceae (palmeiras) de porte arbóreo não possuem câmbio vascular e aumentam seu diâmetro unicamente por meio do meristema de espessamento primário, localizado na “capa do meristema” logo abaixo dos primórdios foliares, que produz tecidos

Gema terminal (A) Crescimento do ano q presente Crescimento primário Súber Xilema Xilema primário secundário Crescimento do ano < anterior A edulã Epiderme Córtex Floema primário Câmbio suberoso (felogênio) Córtex EEE Floema sd primário By EO — Floema Figura 19.42 Desenvolvimento do sistema vascular secundário. (A) O crescimento primário em caules lenhosos ocorre na primavera, seguido pelo crescimento secundário. (B) As orientações dos planos de divisão celular na zona cambial mantêm o balanço apropriado entre crescimento em diâmetro versus circunferência. As células cambiais dividem-se inicialmente no sentido anticlinal, produzindo novas iniciais e aumentando a circunferência do câmbio. As mesmas iniciais dividem-se também no sentido periclinal, produzindo células-mãe de xilema e floema, sempre deixando para trás outra inicial. Câmbio vascular Xilema primário primários adicionais, incluindo feixes vasculares. O meristema de espessamento primário persiste em algumas espécies, produzindo tecido parenquimático e feixes vasculares adicionais. A transição do crescimento primário para o secundário em gimnospermas e eudicotiledôneas é Periderme 1 secundário Câmbio mn facilmente visível ao longo do eixo vascular) Crescimento secundário Cicatrizes deixadas pelas escamas da gema do ano anterior Crescimento de dois anos < anteriores Gema axilar Cicatriz foliar (B) "= ia al As divisões periclinais produzem As divisões anticlinais VISOES DE: la Prog uma inicial e uma célula-mãe aoicionnmiavas de xilema ou de floema iniciais ao câmbio Floema Câmbio vascular > Células do floema Célula-mãe de > floema/células-filhas Iniciais cambiais > Célula-mãe de xilema/ células-filhas > Células do xilema caulinar (Figura 19.424). No choupo, por exemplo, o crescimento primário ocorre nos oito entrenós superiores, aproximadamente 15 cm a partir do MAC. A seguir, o crescimento primário dá lugar ao crescimento secundário (lenhoso) que produz xilema e floema secundários. As zonas de crescimento primário e secundário, separadas espacial e temporalmente, são facilmente discerníveis e desenvolvem-se depressa (em 1-2 meses) em espécies de crescimento rápido como o choupo. O câmbio vascular e o felogênio são os meristemas secundários onde se origina o crescimento secundário O crescimento secundário origina-se no câmbio vascular — um

meristema lateral que exibe padrões de crescimento perenes em espécies lenhosas. Muitas espécies herbáceas também possuem um câmbio vascular, mas sua formação costuma ser condicional (p. ex. em resposta ao estresse) ou é de vida muito curta. O câmbio vascular consiste em células meristemáticas (iniciais cambiais) organizadas em fileiras radiais que formam um cilindro contínuo no interior do caule. As iniciais cambiais dividem-se para produzir xilema, floema e células-mãe de raios, que, por sua vez, passam por novas divisões para formar uma zona de células relativamente indiferenciadas que em geral compreendem 6 a 8 fileiras e são conhecidas como zona cambial. Após, essas células diferenciam-se em vários tipos celulares. O câmbio vascular de todas as espermatófitas modernas existentes é bifacial — isto é, ele produz xilema para o interior e floema para o exterior (ver Figura 1.5).

Além do crescimento secundário envolvido no floema e no xilema secundários, a maioria das eudicotiledôneas lenhosas e gimnospermas desenvolve um câmbio secundário conhecido como câmbio suberoso ou felogênio que origina a periderme (ver Figura 19.41). Coletivamente, a periderme consiste em felogênio, felema e feloderme. O felema, ou súber, é um tecido protetor multiestratificado de células mortas com paredes suberizadas, formado externamente ao felogênio. A feloderme é um tecido parenquimático vivo formado para o interior. O termo casca, com frequência aplicado de modo incorreto à periderme isoladamente, consiste na verdade em todos os tecidos externos ao câmbio vascular, incluindo o floema secundário funcional, o floema secundário não funcional comprimido, o floema primário comprimido e a periderme. A casca tende a desprender-se facilmente de uma árvore porque o câmbio vascular, com suas camadas celulares em divisão, é muito mais frágil do que os tecidos secundários de cada lado. O grau de atividade do felogênio originando o felema varia entre as espécies arbóreas, com a corticeira (Quercus suber) representando um exemplo extremo que contém uma camada permanente de felogênio produzindo súber ou felema de maneira indefinida. A camada suberosa espessa provavelmente protege o tronco principal da desidratação no clima mediterrâneo quente e seco. O crescimento secundário desenvolveu-se cedo na evolução das plantas terrestres Os vestígios fósseis da atividade de crescimento secundário primitivo podem ser encontrados muito cedo na evolução vegetal, possivelmente sendo anteriores às espermatófitas modernas. O crescimento secundário provavelmente é anterior à evolução das gimnospermas, e especula-se que seja a forma de vida ancestral de todas as angiospermas modernas. Por exemplo, o gênero Amborella, uma planta lenhosa perene, é a linhagem mais basal no clado das angiospermas. O hábito lenhoso perene foi perdido e readquirido durante a evolução das espermatófitas, com algumas linhagens mostrando formas intermediárias, conhecidas como lenhosidade insular. O crescimento secundário lenhoso evoluiu em diferentes maneiras e formas que provavelmente são adaptativas na natureza. Por exemplo, muitas lianas exibem caules achatados resultantes da proliferação diferencial de tecidos do xilema em partes especiais da circunferência caulinar. Por outro lado, os caules de algumas lianas

(especialmente na família Bignoniaceae) mantêm uma forma cilíndrica, mas produzem internamente setores cuneiformes de tecidos parenquimáticos. Admite-se que essas alterações, constatadas predominantemente em lianas, facilitem a flexibilidade do caule, a cicatrização de lesões associadas com torções e a recuperação da perda de condutividade do xilema associada com torções severas. O crescimento secundário a partir do câmbio vascular origina xilema e floema secundários O câmbio vascular exibe dois padrões principais de divisão: anticlinal (perpendicular à superfície do caule) e 585 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese periclinal (paralelo à superfície do caule) (Figura 19.42B). As divisões anticlinais adicionam mais células ao câmbio para acomodar a circunferência crescente do caule e são consideradas indicadoras da posição das iniciais cambiais, que, de resto, não se distinguem morfologicamente das outras células da zona cambial. O pico da divisão anticlinal costuma ser na primeira para a segunda fileira celular proximal ao floema e, geralmente, é empregado para identificar a posição aproximada do câmbio vascular. Em um câmbio bifacial típico, as divisões periclinais produzem floema para fora e xilema para dentro no caule lenhoso. A proliferação do xilema é desproporcionalmente maior e muito mais complexa, pois ela abrange o ciclo de vida completo das células traqueais em uma questão de dias. Além de células de floema e de xilema, o câmbio vascular produz as células dos raios, células de parêngquima que servem como condutos para o transporte lateral no caule e para a armazenagem durante condições desfavoráveis como a dormência no inverno. As células dos raios podem estar dispostas em uma (unisseriada) ou múltiplas (multisseriada) fileiras, formando um tecido que atravessa o floema, o câmbio e o xilema (ver Figura 19.41). Os fitormônios têm papéis importantes na regulação da atividade do câmbio vascular e na diferenciação do xilema e do floema secundários Como com muitos outros processos em plantas, os hormônios exercem papéis importantes na regulação do crescimento secundário. Vários hormônios fornecem indicações e sinais posicionais para o crescimento e a diferenciação de diferentes tipos de células e tecidos (Figura 19.43). Aqui, serão destacados quatro hormônios, uma vez que uma quantidade expressiva de evidências experimentais sustenta seu papel na regulação do crescimento secundário. Todavia, isso não significa que eles tenham papéis mais

significantes do que outros hormônios. Embora os movimentos da auxina em árvores não tenham sido amplamente estudados, assume-se que esse hormônio seja produzido nas folhas e nos meristemas apicais e transportado, via transporte polar, para o caule e o câmbio vascular. Medições das concentrações de auxina do câmbio vascular para o xilema e o floema em diferenciação, tanto em angiospermas quanto em gimnospermas, mostraram que o pico do gradiente é localizado nas iniciais cambiais e diminui em direção aos tecidos em diferenciação. O decréscimo é mais acentuado em direção ao floema e muito mais gradual em direção ao xilema. Esse gradiente de concentração através da zona cambial levou à especulação de que o papel da auxina na diferenciação do xilema e do floema tem como base um gradiente morfogênico radial. O papel fundamental da auxina também é apoiado por tratamentos exógenos mostrando que a aplicação desse hormônio em árvores decapitadas, em que o câmbio vascular se tornou inativo, leva à reativação desse meristema. Mais recentemente, a manipulação direta da resposta à auxina em indivíduos transgênicos do choupo mostrou

586 Unidade Ill s Crescimento e Desenvolvimento Inicial das células-tronco vasculares | Iniciação/especificação da célula-tronco e Figura 19.43 Hormônios estão envolvidos na regulação de estágios fundamentais do desenvolvimento do sistema vascular secundário. ARABIDOPSIS HISTIDINE PHOSPHOTRANSFER PROTEIN (AHP6) atua como um inibidor da sinalização da citocinina que restringe o domínio de atividade desse hormônio, permitindo, assim, a diferenciação do protoxilema de uma maneira espacialmente específica. Células-tronco vasculares Manutenção da funina Procâmbio/câmbio célula-tronco | Nega os tratamentos exógenos quanto as manipulações | transgênicas indicam que as giberelinas têm um Proliferação celular | + | Citocinina efeito positivo no alongamento de fibras, sugerin| do um papel desses hormônios na diferenciação e Determinação do destino celular Giberelina no crescimento das células do xilema. A citocinina também tem sido implicada na Brassinosteroide AH regulação do crescimento secundário (ver Figura 19.43). Um decréscimo específico na concentraPrecursor do floema Precursor do xilema ção da citocinina na zona cambial de indivíduos | EE | transgênicos do choupo prejudica expressivamente o crescimento radial e a divisão celular no câmbio. Esse resultado correlaciona-se com a exDiferenciação celular pressão na zona cambial de um gene que codifica Diferenciação celular | LA o receptor da citocinina e o regulador de resposta primária envolvido na sinalização desse hormônio. Isso sugere que a citocinina é um regulador importante da proliferação de células no câmbio. Elemento de tubo crivado Protoxilema Célula companheira Citocinina Metaxilema O etileno é mais um hormônio que tem sido fortemente implicado como tendo um papel reguque a sensibilidade a esse hormônio é crucial para as divisões periclinais e anticlinais no câmbio e afeta o crescimento e a diferenciação de células do xilema. As giberelinas também desempenham um papel importante e distinto no crescimento secundário. Como as auxinas, as giberelinas bioativas exibem um gradiente de concentração através da zona formadora do lenho, mas, diferentemente da auxina, o pico é deslocado na direção do xilema em desenvolvimento. O tratamento exógeno, com giberelinas, de plântulas decapitadas carentes de auxina resultou na ativação das divisões das células cambiais. Contudo, as células em divisão perdem sua forma típica e não conseguem se diferenciar em

xilema. A aplicação simultânea de auxina e giberelinas impediu as anormalidades constatadas no tratamento apenas com giberelina. Além disso, essa aplicação simultânea estimulou a divisão cambial em uma magnitude não observada nos tratamentos com giberelina e auxina isoladamente, sugerindo que os dois hormônios atuam de maneira sinérgica (ver Figura 19.43). O traçado do perfil metabólico e a expressão de vários genes da rota biossintética das giberelinas indicam que o metabolismo desses hormônios nos tecidos formadores do lenho também envolve o transporte de seus precursores. Esses precursores deslocam-se do floema lateralmente pelos raios até o xilema em diferenciação, onde são então convertidos em formas bioativas (ver Figura 19.43). Tanto lador no crescimento secundário. Foi constatado que a concentração do precursor do etileno, ácido 1-aminopropano-1-carboxílico (ACC), é alta na zona cambial, mas, diferentemente do que ocorre com a auxina e a giberelina, nenhum gradiente foi detectado. Tratamento com etileno e experimentos de enriquecimento com ACC demonstraram que o etileno é um regulador positivo da atividade cambial, do crescimento radial e da formação do xilema secundário. Esses resultados também são coerentes com os obtidos mediante manipulação transgênica de biossíntese e resposta ao etileno no choupo. O etileno exerce um papel importante na formação do lenho de tensão, um tipo especializado de lenho de reação em angiospermas, formado em resposta à curvatura ou à inclinação do caule. A expressão dos genes de biossíntese e de sinalização do etileno é elevada na zona formadora do lenho de tensão; indivíduos transgênicos de choupo insensíveis ao etileno não conseguem produzir lenho de tensão. Os genes envolvidos na manutenção, na proliferação e na diferenciação de células-tronco regulam o crescimento secundário Como outros processos de desenvolvimento em plantas, o crescimento secundário envolve várias etapas fundamentais. Ele pode ser dividido em três estágios de desenvolvimento: e Manutenção do microambiente das células iniciais ou do nicho das células-tronco

e Proliferação e crescimento das células derivadas das células-tronco º Diferenciação da célula em divisão em diferentes tipos celulares, tecidos e órgãos Por essa razão, não surpreende que os padrões de desenvolvimento e crescimento durante o crescimento secundário sejam governados por processos e genes similares aos que regulam o desenvolvimento do MAC. Essa semelhança tem ajudado na elucidação molecular dos mecanismos de crescimento secundário. Desses processos, talvez a manutenção do nicho das células-tronco seja o mais bem estudado. No MAC de Arabidopsis, os fatores de transcrição KNOX1, tais como SHOOT MERISTEMLESS (STM) e BREVIPEDICELLUS (BP), são envolvidos na manutenção da identidade das células-tronco. Os ortólogos dos genes STM e BP no choupo, conhecidos como ARBORKNOX 1 e 2, desempenham papéis similares no câmbio. A superexpressão dos dois genes em plantas transgênicas leva ao retardo da diferenciação e ampliação da zona cambial. A proliferação das células em divisão no MAC costuma ser regulada por genes como AINTEGUMENTA, o qual é um fator de transcrição do tipo AP2 envolvido na regulação do tamanho de órgãos em Arabidopsis pela ativação da proliferação celular. No álamo, constatou-se que um ortólogo do gene AINTEGUMENTA é altamente expresso nas células que exibem elevada proliferação celular na zona cambial. O melhor exemplo de similaridade entre a regulação do MAC e do câmbio está, sem dúvida, na etapa de diferenciação. Os fatores de transcrição HD-ZIP Il e KANADI exercem papéis importantes na definição da polaridade adaxial e abaxial da folha emergente. Essa polaridade provoca a diferenciação do xilema no lado adaxial da nervura foliar e do floema no lado abaxial (ver Figura 19.5). Os genes HD-ZIP [le KANADI também regulam a padronização dos feixes vasculares primários, assim como a diferenciação dos tecidos vasculares secundários posteriormente no desenvolvimento, provavelmente por meio de seus efeitos no transporte polar de auxina. Os três estágios de desenvolvimento considerados anteriormente também requerem separação espacial. Isso é alcançado pelos fatores de transcrição que definem os limites do desenvolvimento. Uma classe de fatores de transcrição envolvidos na regulação do MAC é LATERAL ORGAN BOUNDARIES (LBD). Os genes LBD ajudam a estabelecer o meristema limítrofe (já discutido neste capítulo), que separa as células indiferenciadas no MAC dos tecidos em diferenciação do

primórdio foliar. Constatou-se que os membros da família LBD desempenham um papel semelhante no crescimento secundário, separando a zona cambial do floema e do xilema secundários em diferenciação. Os fatores ambientais influenciam a atividade do câmbio vascular e as propriedades do lenho As plantas são sésseis e necessitam de respostas consistentes às condições desfavoráveis para sobrevivência (ver 587 Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese Capítulo 24). Isso é especialmente importante para plantas perenes lenhosas, como as árvores, que podem ocupar um local por centenas e mesmo milhares de anos. Um desafio distinto que as árvores enfrentam é a sazonalidade do clima, que representa riscos à sua sobrevivência durante prolongadas (sazonais) condições desfavoráveis ou letais, como as encontradas nos meses de inverno nas regiões temperadas e boreais. Para suportar o estresse por desidratação e congelamento durante os meses de inverno, as árvores alternam entre períodos de crescimento ativo e de dormência. A transição anual do crescimento ativo para a dormência no câmbio resulta na formação de anéis de crescimento que registram o total do crescimento lateral da árvore a cada ano. Os mecanismos moleculares que controlam o crescimento do câmbio durante os ciclos de crescimento-dormência são pouco compreendidos. Fitormônios como a auxina e as giberelinas exercem papéis importantes na reativação e na cessação do crescimento no câmbio. A sazonalidade de crescimento também impõe um desafio significante quanto ao uso, à armazenagem e à reciclagem de nutrientes. O nitrogênio é o macronutriente mais abundante em plantas. Embora todas as espécies vegetais tenham mecanismos para reciclar, armazenar e remobilizar o nitrogênio durante a estação de crescimento, a ciclagem sazonal desse elemento é uma marca distintiva do hábito de vida perene. Por exemplo, o nitrogênio das folhas em senescência é armazenado na forma de proteínas de reserva da casca (BSPs, bark storage proteins) em vacúolos pequenos do parênquima do floema (casca interna). Essas proteínas são sintetizadas no início do outono, mas são rapidamente mobilizadas durante a primavera à medida que o crescimento é reiniciado. Os mecanismos de sinalização envolvidos ainda não estão esclarecidos, mas podem envolver o transporte de sinais hormonais provenientes do MAC. Fisiologicamente, o lenho tem funções de transporte, de armazenagem e mecânicas. Portanto, a resposta a diversos fatores ambientais reflete mudanças que

melhor ajustam essas funções. Essas três funções também são refletidas nos principais tipos de células encontrados no xilema. Por exemplo, em uma angiosperma típica, as funções de transporte, mecânicas e de armazenagem são realizadas pelos vasos, pelas fibras e pelas células do parêngquima, respectivamente. A proporção desses três tipos de células muda drasticamente em resposta a fatores de estresse diferentes e reflete conversões compensatórias que reforçam uma função ou outra. A função mecânica do lenho é altamente reforçada durante a formação do lenho de reação (ver Figura 15.1D e E). O lenho de reação forma-se quando os caules são deslocados de sua posição vertical. Em angiospermas arbóreas, o lenho de reação desenvolve-se na parte superior do caule e é conhecido como lenho de tensão. O lenho de tensão é diferente do lenho desenvolvido sob orientação vertical, pois contém mais fibras (i.e. as células com função mecânica), e suas paredes celulares são enriquecidas com celulose altamente cristalina que reforça a função mecâ

588 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento nica. Por outro lado, déficit hídrico ou estresse osmótico expressivo provoca modificações que sustentam a função de transporte e de algum modo representam o oposto daquelas no lenho de tensão. O lenho desenvolvido sob condições de seca costuma mostrar aumento da densidade de vasos e paredes celulares que produzem mais lignina do que celulose. Essas mudanças melhoram a função de transporte e retenção de água do xilema. RESUMO Após a embriogênese e a germinação, o crescimento vegetativo é controlado por processos de desenvolvimento que envolvem interações moleculares e retroalimentação reguladora. Esses mecanismos criam a polaridade na raiz e no caule, permitindo que as plantas produzam órgãos laterais (p. ex., folhas e sistemas de ramificação), que formam uma arquitetura vegetativa integral. Desenvolvimento da folha e O desenvolvimento de lâminas planas em espermatófitas foi um evento evolutivo fundamental; desde então, a morfologia do filoma diversificou-se bastante (Figura 19.1). Estabelecimento da polaridade foliar e Além da informação da posição, a distribuição de hormônios também afeta a emergência dos primórdios foliares (Figura 19.2). e A polaridade adaxial-abaxial em um primórdio foliar é estabelecida por um sinal procedente do MAC (Figura 19.3). e Os fatores de transcrição ARP interagem com parceiros proteicos para promover a identidade adaxial e reprimir o gene KNOX7 (Figuras 19.4, 19.5). e A identidade adaxial também é sustentada pelos fatores de transcrição HD-ZIP III, que são suprimidos no lado abaxial pelo microRNA miR166. e A especificação da identidade abaxial é promovida pelas famílias de genes KANADI e YABBY e é antagonizada por HD-ZIP III. * O crescimento normal da lâmina depende da justaposição de tecidos adaxiais e abaxiais e é regulado pela auxina e pelos genes YABBY e WOX (Figura 19.5). e Os primórdios foliares também exibem diferenciação proximal-distal em um meristema limítrofe, zona dos hipófilos, pecíolo e lâmina (Figura 19.5). e Genes similares e fatores de transcrição governam a formação de folhas compostas (Figuras 19.7, 19.8). Diferenciação de tipos celulares epidérmicos e A epiderme é derivada da protoderme (L1) e tem três tipos de células principais: células fundamentais (pavement cells), tricomas e células-guarda (dos estômatos), bem como outros tipos de células (Figura 19.9). e Não apenas as células-guarda, mas a maioria das células epidérmicas da

folha surge de células-mãe de meristemoides (CMMs), células fundamentais de linhagem estomática (CFLEs), meristemoides e células-mãe de células-guarda (CMCGs) (Figura 19.10). e Os fatores de transcrição hélice-alça-hélica básicos (bHLH) governam as transições do estado celular de CMMs para meristemoides, de meristemoides para CMCGs, e de CMCGs para células-guarda maduras (Figura 19.10). e Células da linhagem estomática e células do mesofilo excretam peptídeos sinais que interagem com receptores transmembrana para regular a padronização estomática (Figura 19.11). e Genes na protoderme regulam a diferenciação e a distribuição dos tricomas (Figuras 19.12-19.14). e O fator de transcrição GL2 é o elemento limitante da taxa de formação dos tricomas. e O ácido jasmônico regula o desenvolvimento dos tricomas foliares em Arabidopsis. Padrões de venação nas folhas e Os padrões de venação foliar indicam a organização espacial da estrutura vascular (Figuras 19.15, 19.16). Desencadeadas pela auxina que apresenta transporte descendente, as nervuras foliares são iniciadas separadamente da estrutura vascular estabelecida e crescem para baixo para reencontrá-la, direcionadas pelo sistema vascular no caule (Figuras 19.17-19.20). Do mesmo modo que o desenvolvimento inicial das nervuras, o desenvolvimento das nervuras de ordem superior se processa do ápice para a base e é regulado pela canalização da auxina. No entanto, o transporte da auxina é menos dependente de PIN1 (Figuras 19.21-19.23). A biossíntese localizada da auxina leva em consideração o desenvolvimento das nervuras de ordem superior (Figura 19.24). Ramificação e arquitetura da parte aérea e A arquitetura da parte aérea pode ser baseada na ramificação contínua, nas partes aéreas iguais ou na repetição de unidades de partes aéreas hierárquicas, levando a ramos axilares (Figuras 19.25, 19.26). e A iniciação dos ramos envolve alguns dos mesmos genes e hormônios da iniciação e do crescimento das folhas (Figuras 19.27-19.29). e Existem fortes evidências experimentais e empíricas de que a auxina e as estrigolactonas do ápice do caule mantêm a dominância apical (Figuras 19.30, 19.31).

RESUMO

Após a embriogênese e a germinação, o crescimento vegetativo é controlado por processos de desenvolvimento que envolvem interações moleculares e retroalimentação reguladora. Esses mecanismos criam a polaridade na raiz e no caule, permitindo que as plantas produzam órgãos laterais (p. ex., folhas e sistemas de ramificação), que formam uma arquitetura vegetativa integral.

Desenvolvimento da folha

- O desenvolvimento de lâminas planas em espermatófitas foi um evento evolutivo fundamental; desde então, a morfologia do filoma diversificou-se bastante (**Figura 19.1**).

Estabelecimento da polaridade foliar

- Além da informação da posição, a distribuição de hormônios também afeta a emergência dos primórdios foliares (**Figura 19.2**).
- A polaridade adaxial-abaxial em um primórdio foliar é estabelecida por um sinal procedente do MAC (**Figura 19.3**).
- Os fatores de transcrição ARP interagem com parceiros proteicos para promover a identidade adaxial e reprimir o gene *KNOX1* (**Figuras 19.4**, **19.5**).
- A identidade adaxial também é sustentada pelos fatores de transcrição HD-ZIP III, que são suprimidos no lado abaxial pelo microRNA miR166.
- A especificação da identidade abaxial é promovida pelas famílias de genes KANADI e YABBY e é antagonizada por HD-ZIP III.
- O crescimento normal da lâmina depende da justaposição de tecidos adaxiais e abaxiais e é regulado pela auxina e pelos genes YABBY e WOX (**Figura 19.5**).
- Os primórdios foliares também exibem diferenciação proximal-distal em um meristema limítrofe, zona dos hipófilos, pecíolo e lâmina (**Figura 19.5**).
- Genes similares e fatores de transcrição governam a formação de folhas compostas (**Figuras 19.7, 19.8**).

Diferenciação de tipos celulares epidérmicos

- A epiderme é derivada da protoderme (L1) e tem três tipos de células principais: células fundamentais (*pavement cells*), tricomas e células-guarda (dos estômatos), bem como outros tipos de células (**Figura 19.9**).
- Não apenas as células-guarda, mas a maioria das células epidérmicas da folha surge de células-mãe de meristemoides (CMMs), células fundamentais de linhagem estomática (CFLEs), meristemoides e células-mãe de células-guarda (CMCGs) (**Figura 19.10**).
- Os fatores de transcrição hélice-alça-hélica básicos (bHLH) governam as transições do estado celular de CMMs para meristemoides, de meristemoides para CMCGs, e de CMCGs para células-guarda maduras (**Figura 19.10**).
- Células da linhagem estomática e células do mesofilo excretam peptídeos sinais que interagem com receptores transmembrana para regular a padronização estomática (**Figura 19.11**).
- Genes na protoderme regulam a diferenciação e a distribuição dos tricomas (**Figuras 19.12-19.14**).
- O fator de transcrição GL2 é o elemento limitante da taxa de formação dos tricomas.
- O ácido jasmônico regula o desenvolvimento dos tricomas foliares em *Arabidopsis*.

Padrões de venação nas folhas

- Os padrões de venação foliar indicam a organização espacial da estrutura vascular (**Figuras 19.15, 19.16**).
- Desencadeadas pela auxina que apresenta transporte descendente, as nervuras foliares são iniciadas separadamente da estrutura vascular estabelecida e crescem *para baixo* para reencontrá-la, direcionadas pelo sistema vascular no caule (**Figuras 19.17-19.20**).
- Do mesmo modo que o desenvolvimento inicial das nervuras, o desenvolvimento das nervuras de ordem superior se processa do ápice para a base e é regulado pela canalização da auxina. No entanto, o transporte da auxina é menos dependente de PIN1 (**Figuras 19.21-19.23**).
- A biossíntese localizada da auxina leva em consideração o desenvolvimento das nervuras de ordem superior (**Figura 19.24**).

Ramificação e arquitetura da parte aérea

- A arquitetura da parte aérea pode ser baseada na ramificação contínua, nas partes aéreas iguais ou na repetição de unidades de partes aéreas hierárquicas, levando a ramos axilares (**Figuras 19.25, 19.26**).
- A iniciação dos ramos envolve alguns dos mesmos genes e hormônios da iniciação e do crescimento das folhas (**Figuras 19.27-19.29**).
- Existem fortes evidências experimentais e empíricas de que a auxina e as estrigolactonas do ápice do caule mantêm a dominância apical (**Figuras 19.30, 19.31**).

e As citocininas quebram a dominância apical e promovem a dominância axilar (Figuras 19.32, 19.33). e A sacarose também serve como um sinal inicial do crescimento da gema axilar (Figura 19.34). e Os sinais ambientais podem anular sinais hormonais padrão para dar forma à arquitetura vegetativa. Por exemplo, as plantas perenes lenhosas produzem gemas dormentes em resposta à temperatura e à disponibilidade de água, nutrientes e luz (Figura 19.35). Arquitetura do sistema de raízes e A arquitetura do sistema de raízes espécie-específica otimiza a absorção de água e nutrientes (Figura 19.36). e Os sistemas de raízes das monocotiledôneas são compostos em grande parte de raízes seminais e raízes coronais, ao passo que os sistemas de raízes das eudicotiledôneas são derivados predominantemente da raiz primária (pivotante) (Figuras 19.37, 19.38). Capítulo 19 e Crescimento Vegetativo e Organogênese 589 e A disponibilidade de fósforo pode alterar a arquitetura do sistema de raízes, tanto local quanto sistemicamente (Figuras 19.39, 19.40). e As relações micorrízicas com sistemas de raízes são ubíquas no ambiente terrestre. Crescimento secundário e O crescimento em largura é realizado pelo câmbio vascular e pelo felogênio, que são meristemas secundários que originam a estrutura secundária da planta. (Figuras 19.41, 19.42). e O crescimento secundário é anterior ao aparecimento das gimnospermas. * Auxina, giberelinas, citocininas e etileno regulam a atividade do câmbio vascular e a diferenciação dos tecidos do sistema vascular secundário (Figura 19.43). e Os genes regulam o microambiente celular para a manutenção, a proliferação e a diferenciação das células-tronco. e A atividade do câmbio vascular é sensível aos fatores ambientais que, em última análise, influenciam as propriedades do lenho. MATERIAL DA INTERNET Tópico 19.1 Folhas bifaciais, unifaciais e equifaciais As folhas bifaciais, unifaciais e equifaciais podem ser distinguidas com base em suas diferenças anatômicas e morfológicas. Tópico 19.2 O estresse mecânico altera a orientação dos microtúbulos e a distribuição de PIN1 no MAC O meristema apical pode ser considerado uma célula gigante cuja forma gera padrões de estresse que podem influenciar a localização de PIN1. e Tópico 19.3 As serrações foliares são coordenadas pela ação de uma alça de retroalimentação de CUC2-Auxina Embora as serrações marginais sejam modificadas por muitos genes, os componentes-chave são a auxina e o gene CUC?. e Tópico 19.4 Avanços na

fenotipagem dos sistemas de raízes Os métodos modernos de captura de imagens dos sistemas de raízes incluem técnicas bidimensionais (2D) e tridimensionais (3D). Leituras sugeridas Balkunde, R,, Pesch, M., and Hilskamp, M. (2010) Trichome patterning in Arabidopsis thaliana: From genetic to molecular models. Curr. Top. Dev. Biol. 91: 299-321. Bayer, I., Smith, R. S., Mandel, T., Nakayama, N., Sauer, M, Prusinkiewicz, P., and Kuhlemeier, C. (2009) Integration of transport-based models for phyllotaxis and midvein formation. Genes Dev. 23: 373-384. Besnard, F. Vernoux, T. and Hamant, O. (2011) Organogenesis from stem cells in planta: Multiple feedback loops integrating molecular and mechanical signals. Cell. Mol. Life Sci. 68: 2885-2906. Byrne, M. E. (2012) Making leaves. Curr. Opin. Plant Biol. 15: 24-30. Cafio-Delgado, A. Lee, J. Y. and Demura, T. (2010) Regulatory mechanisms for specification and patterning of plant vascular tissues. Annu. Rev. Cell Dev. Biol. 26: 605-637. Domagalska, M.A., and Leyser, O. (2011) Signal integration in the control of shoot branching. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 12: 211-221. Fukushima, K., and M. Hasebel (2014) Adaxial-abaxial polarity: The developmental basis of leaf shape diversity. Genesis 52: 1-18. Greb, T. Clarenz, O., Schafer, E., Muller, D., Herrero, R,, Schmitz, G., and Theres, K. (2003) Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in Arabidopsis reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. Genes Dev. 17: 1175-1187. Hay, A, and Tsiantis, M. (2010) KNOX genes: Versatile regulators of plant development and diversity. Development 137: 3153-3165.

- As citocininas quebram a dominância apical e promovem a dominância axilar (**Figuras 19.32, 19.33**).
- A sacarose também serve como um sinal inicial do crescimento da gema axilar (**Figura 19.34**).
- Os sinais ambientais podem anular sinais hormonais padrão para dar forma à arquitetura vegetativa. Por exemplo, as plantas perenes lenhosas produzem gemas dormentes em resposta à temperatura e à disponibilidade de água, nutrientes e luz (**Figura 19.35**).

Arquitetura do sistema de raízes

- A arquitetura do sistema de raízes espécie-específica otimiza a absorção de água e nutrientes (**Figura 19.36**).
- Os sistemas de raízes das monocotiledôneas são compostos em grande parte de raízes seminais e raízes coronais, ao passo que os sistemas de raízes das eudicotiledôneas são derivados predominantemente da raiz primária (pivotante) (**Figuras 19.37, 19.38**).
- A disponibilidade de fósforo pode alterar a arquitetura do sistema de raízes, tanto local quanto sistemicamente (**Figuras 19.39, 19.40**).
- As relações micorrízicas com sistemas de raízes são ubíquas no ambiente terrestre.

Crescimento secundário

- O crescimento em largura é realizado pelo câmbio vascular e pelo felogênio, que são meristemas secundários que originam a estrutura secundária da planta. (**Figuras 19.41**, **19.42**).
- O crescimento secundário é anterior ao aparecimento das gimnospermas.
- Auxina, giberelinas, citocininas e etileno regulam a atividade do câmbio vascular e a diferenciação dos tecidos do sistema vascular secundário (**Figura 19.43**).
- Os genes regulam o microambiente celular para a manutenção, a proliferação e a diferenciação das células-tronco.
- A atividade do câmbio vascular é sensível aos fatores ambientais que, em última análise, influenciam as propriedades do lenho.

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 19.1 **Folhas bifaciais, unifaciais e equifaciais** As folhas bifaciais, unifaciais e equifaciais podem ser distinguidas com base em suas diferenças anatômicas e morfológicas.
- Tópico 19.2 **O estresse mecânico altera a orientação dos microtúbulos e a distribuição de PIN1 no MAC** O meristema apical pode ser considerado uma célula gigante cuja forma gera padrões de estresse que podem influenciar a localização de PIN1.
- Tópico 19.3 **As serrações foliares são coordenadas pela ação de uma alça de retroalimentação de CUC2-Auxina** Embora as serrações marginais sejam modificadas por muitos genes, os componentes-chave são a auxina e o gene *CUC2*.
- Tópico 19.4 **Avanços na fenotipagem dos sistemas de raízes** Os métodos modernos de captura de imagens dos sistemas de raízes incluem técnicas bidimensionais (2D) e tridimensionais (3D).

590 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Heisler, M. G., Hamant, O, Krupinski, P, Uyttewaal, M., Ohno, C. Jónsson, H, Traas, J., and Meyerowitz, E. M. (2010) Alignment between PIN1 polarity and microtubule orientation in the shoot apical meristem reveals a tight coupling between morphogenesis and auxin transport. PLOS Biol. 8(10): e1000516. DOI:10.1371/journal. pbio.100051 Lau, S. and Bergmann, D.C. (2012) Stomatal development: A plant's perspective on cell polarity, cell fate transitions and intercellular communication. Development 139: 3683-3692. Lucas, W]. Groover, A. Lichtenberger, R, Furuta, K. Yadav, S. R, Helariutta, Y. He, X. Q, Fukuda, H., Kang, J. Brady, S. M., etal. (2013) The plant vascular system: Evolution, development and functions. J. Integr. Plant Biol. 55: 294-388. Mason, M. G, Ross, J.J., Babst, B. A, Wienclaw, B. N, and Beveridge, C. A. (2014) Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 111: 6092-6097. Qing, L. and Aoyama, T. (2012) Pathways for epidermal cell differentiation via the homeobox gene GLABRAZ: Update on the roles of the classic regulator. J. Integr. Plant Biol. 54: 729737. Risopatron, J. P. M., Sun, Y., and Jones, B. J. (2012) The vascular cambium: Molecular control of cellular structure. Protoplasma 247:145-161. Townsley, B. T., and Sinha, N. R. (2012) A new development: Evolving concepts in leaf ontogeny. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 535-562. Yang, F., Wang, Q., Schmitz, G., Miller, D., and Theres, K. (2012) The bHLH protein ROX acts in concert with RAX1 and LAS to modulate axillary meristem formation in Arabidopsis. Plant J. 71: 61-70. Zhang, Z., Liao, H., and Lucas, W.]. (2014) Molecular mechanisms underlying phosphate sensing, signaling, and adaptation in plants. J. Integr. Plant Biol. 56: 192-220.

O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral

maioria das pessoas aguarda ansiosamente a estação da primavera e a profusão de flores que ela traz. Alguns planejam cuidadosamente suas férias de forma a coincidir com estações específicas de florescimento: Citrus ao longo da Blossom Trail no sul da Califórnia, tulipas na Holanda. Em Washington, D.C., e no Japão, as florações das cerejeiras são festejadas com animadas cerimônias. Com a progressão da primavera para o verão, do verão para o outono e do outono para o inverno, as plantas nativas florescem em seu devido tempo. O florescimento na época correta do ano é crucial para o sucesso reprodutivo da planta; plantas de polinização cruzada devem florescer em sincronia com outros indivíduos de suas espécies, e também com seus polinizadores, em uma época do ano ideal para o desenvolvimento da semente. Embora a forte correlação entre o florescimento e as estações seja de conhecimento comum, o fenômeno abrange questões fundamentais que serão consideradas neste capítulo: e Como as plantas acompanham o curso das estações do ano e das horas do dia? e Que sinais ambientais influenciam o florescimento e como eles são percebidos? e Como os sinais ambientais são transduzidos para efetuar as alterações de desenvolvimento associadas ao florescimento? No Capítulo 19, foi discutido o papel dos meristemas apicais da raiz e do caule no crescimento e no desenvolvimento vegetativo. A transição para o florescimento envolve grandes alterações no padrão de morfogênese e diferenciação celular no meristema apical do caule. Por fim, como será visto, esse processo leva à produção dos órgãos florais — sépalas, pétalas, estames e carpelos.

Evocação floral: integração de estímulos ambientais Uma decisão particularmente importante no desenvolvimento, durante o ciclo de vida vegetal, é quando a planta irá florescer. O processo pelo qual o meristema apical do caule se torna incumbido da formação de flores é denominado evocação floral. O atraso nessa incumbência de florescer aumentará as reservas de carboidratos que estarão disponíveis para mobilização, gerando mais e melhores sementes para a maturação. Atraso no florescimento, entretanto, também aumenta potencialmente o risco de a planta ser predada, morta por estresse abiótico ou superada por outras plantas antes que se reproduza. Nesse sentido, as plantas desenvolveram uma gama extraordinária de adaptações reprodutivas — por exemplo, ciclos de vida anuais versus perenes. Plantas anuais como a tasneira (Senecio vulgaris) podem florescer poucas semanas após a germinação. Contudo, árvores podem crescer por 20 anos ou mais antes de começarem a produzir flores. Ao longo do reino vegetal, diferentes espécies florescem em um espectro amplo de idades, indicando que a idade, ou talvez o tamanho da planta, seja um fator interno que controla a passagem para o desenvolvimento reprodutivo. O caso no qual o florescimento ocorre estritamente em resposta a fatores de desenvolvimento internos e não depende de qualquer condição ambiental particular é referido como regulação autônoma. Em espécies que exibem uma exigência absoluta de um conjunto específico de estímulos ambientais para florescer, o florescimento é considerado uma resposta obrigatória ou qualitativa. Se for promovido por certos estímulos ambientais, mas também puder ocorrer na ausência deles, a resposta ao florescimento é facultativa ou quantitativa. Uma espécie com uma resposta facultativa, como Arabidopsis, depende de sinais tanto ambientais como autônomos para promover o crescimento reprodutivo. O fotoperiodismo e a vernalização são dois dos mais importantes mecanismos subjacentes às respostas sazonais. O fotoperiodismo (ver Capítulo 16) é uma resposta ao comprimento do dia ou da noite; a vernalização é a promoção do florescimento pelo frio prolongado. Outros sinais, como qualidade da luz, temperatura do ambiente e estresse abiótico, também são estímulos externos importantes para o desenvolvimento vegetal. A evolução dos sistemas de controle interno (autônomo) e externo (percepção ambiental) possibilita à

planta regular o florescimento de forma precisa, de modo a ocorrer no momento certo para o sucesso reprodutivo. Por exemplo, em muitas populações de uma determinada espécie, o florescimento é sincronizado, o que favorece a polinização cruzada. O florescimento em resposta a estímulos ambientais assegura que as sementes sejam produzidas sob condições favoráveis, particularmente em resposta à água e à temperatura. Entretanto, isso torna as plantas muito vulneráveis a mudanças climáticas rápidas, como o aquecimento global, que podem alterar as redes regulatórias que governam a época do florescimento (Tópico 20.1 na internet). O ápice caulinar e as mudanças de fase Todos os organismos multicelulares passam por uma série de estágios de desenvolvimento mais ou menos definidos, cada um com suas características próprias. Nos seres humanos, a fase de recém-nascido, a infância, a adolescência e a idade adulta representam quatro estágios gerais de desenvolvimento, sendo a puberdade a linha divisória entre as fases não reprodutiva e reprodutiva. De forma similar, as plantas passam por distintas fases de desenvolvimento. O momento dessas transições depende, muitas vezes, das condições ambientais, permitindo que as plantas se adaptem a um ambiente em mudança. Isso é possível porque as plantas produzem continuamente novos órgãos a partir do meristema apical do caule. As transições entre as diferentes fases são rigorosamente reguladas ao longo do desenvolvimento, já que as plantas devem integrar a informação do ambiente, bem como os sinais autônomos, para maximizar seu sucesso reprodutivo. As seções seguintes descrevem as principais rotas que controlam essas decisões. O desenvolvimento vegetal possui três fases O desenvolvimento pós-embrionário nas plantas pode ser dividido em três fases: 1. Fase juvenil 2. Fase adulta vegetativa 3. Fase adulta reprodutiva A transição de uma fase para a outra é denominada mudança de fase. A principal distinção entre as fases juvenil e adulta é que esta última possui a capacidade de formar estruturas reprodutivas: flores nas angiospermas e cones* nas gimnospermas. Entretanto, o florescimento, que representa a expressão da competência reprodutiva da fase adulta, com frequência depende de sinais de desenvolvimento e ambientais específicos. Portanto, a ausência do florescimento não é um indicador confiável da juvenilidade. A transição da fase juvenil para a fase adulta com frequência é acompanhada por mudanças nas características vegetativas, como morfologia foliar, filotaxia (o arranjo das folhas

no caule), quantidade de espinhos, capacidade de enraizamento e retenção das folhas em espécies decíduas, como a hera (Hedera helix) (Figura 20.1; ver também Tópico 20.2 na internet). Essas mudanças são mais evidentes em perenes lenhosas, mas também são aparentes em muitas espécies herbáceas. Diferente da transição abrupta da fase vegetativa adulta para a fase reprodutiva, a transição da fase juvenil para a adulta vegetativa em geral é gradual, envolvendo formas intermediárias. Os tecidos juvenis são produzidos primeiro e estão localizados na base do caule A sequência cronológica das três fases de desenvolvimento resulta em um gradiente espacial de juvenilidade ao longo *N. de RT. Os cones estão presentes nas Coniferales (coníferas), que constituem um dos agrupamentos das gimnospermas.

Capítulo 20 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral Folhas adultas ovaladas Fruto Folhas juvenis lobadas Figura 20.1 Formas juvenil e adulta da hera (Hedera helix). A forma juvenil possui folhas palmadas lobadas em uma disposição alternada, tem hábito de crescimento trepador e não apresenta flores. A forma adulta (projetando-se para fora à direita) possui folhas inteiras ovaladas dispostas em espiral, crescimento para cima e flores que se desenvolvem em frutos. (Cortesia de L. Rignanese.) do eixo do caule. Uma vez que o crescimento em altura é restrito ao meristema apical, os tecidos e os órgãos juvenis, que são formados primeiro, localizam-se na base do caule. Nas espécies herbáceas de florescimento rápido, a fase juvenil pode durar apenas poucos dias, sendo produzidas poucas estruturas juvenis. As espécies lenhosas, por outro lado, possuem uma fase juvenil mais prolongada, em alguns casos durando 30 a 40 anos (Tabela 20.1). Nesses casos, as estruturas juvenis podem compor uma parte expressiva da planta madura. Uma vez que o meristema tenha mudado para a fase adulta, somente estruturas vegetativas adultas são produzidas, culminando no florescimento. As fases adulta e reprodutiva são, por consequência, localizadas nas regiões superior e periférica do caule. A obtenção de um tamanho suficientemente grande parece ser mais importante do que a idade cronológica da planta na determinação da transição para a fase adulta. Condições que retardam o crescimento, como deficiências minerais, intensidade luminosa baixa, estresse hídrico, desfolhamento e temperatura baixa, tendem a prolongar a fase juvenil ou mesmo causar reversão para juvenilidade de caules adultos. Por outro lado, condições que promovam o crescimento vigoroso aceleram a transição para a fase adulta. Quando o crescimento é acelerado, a exposição ao tratamento correto indutor de flores pode resultar em florescimento. 593 TABELA 20.1 Duração do período juvenil em algumas plantas lenhosas Duração do Espécie período juvenil Rosa (Rosa [chá híbrido]) 20-30 dias Videira (Vitis spp.) 1 ano Macieira (Malus spp.) 4-8 anos Citrus spp. 5-8 anos Hera (Hedera helix) 5-10 anos Sequoia-vermelha (Seguoia sempervirens) 5-15 anos Sicômoro (Acer pseudoplatanus) 15-20 anos Carvalho (Quercus robur) 25-30 anos Faia-europeia (Fagus sylvatica) 30-40 anos Fonte: Clark, 1983. Embora o tamanho da planta pareça ser o fator mais importante, nem sempre fica claro

qual componente específico associado ao tamanho é crítico. Em algumas espécies de Nicotiana, parece que as plantas necessitam produzir um certo número de folhas para transmitir a quantidade suficiente de estímulo floral para o ápice. Uma vez alcançada a fase adulta, ela é relativamente estável, mantendo-se durante a propagação vegetativa ou enxertia. Por exemplo, estacas retiradas da região basal de indivíduos maduros de hera (H. helix) desenvolvem-se em plantas juvenis, enquanto aquelas retiradas do ápice se desenvolvem em plantas adultas. Quando ramos foram retirados da base de uma bétula-prateada (Betula verrucosa) e enxertados em porta-enxertos de plântulas, não apareceram flores nos enxertos nos primeiros dois anos. Por outro lado, enxertos retirados do topo da árvore adulta floresceram sem restrição. O termo juvenilidade tem significados diferentes para espécies herbáceas e lenhosas. Os meristemas herbáceos juvenis florescem prontamente quando enxertados em plantas adultas florescentes (ver Tópico 20.3 na internet), enquanto os meristemas lenhosos juvenis geralmente não. Por isso, é dito que os meristemas lenhosos juvenis carecem de competência para florescer (ver Tópico 20.4 na internet). As mudanças de fases podem ser influenciadas por nutrientes, giberelinas e outros sinais A transição no ápice do caule da fase juvenil para a fase adulta pode ser afetada por fatores transmissíveis oriundos do restante da planta. Em muitas plantas, a exposição a condições de intensidade luminosa baixa prolonga a juvenilidade ou provoca uma volta a ela. Uma consequência importante de um regime de luminosidade baixa é uma redução no suprimento de carboidratos ao ápice; assim, o suprimento de carboidratos, especialmente sacarose, pode desempenhar um papel na transição entre a juvenilidade e a maturidade. O suprimento de carboidratos como fonte de energia e matéria-prima pode afetar o tamanho do

594 TAN LADA SM Vegetativo Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Juvenil Adulto Reprodutivo Florescimento Figura 20.2 Regulação da mudança de fase em Arabidopsis pelos micro-RNAs. (A) Durante os estágios mais precoces de desenvolvimento, o nível do miR156 é muito alto e o nível do miR172 é muito baixo, promovendo a fase de crescimento vegetativo juvenil. As folhas juvenis são pequenas e arredondadas e exibem tricomas somente no lado adaxial. Ao longo do tempo, o nível do miR156 cai, e o nível do miR172 aumenta, promovendo a transição para a fase vegetativa adulta. (B) miR172 — am [Le ápice. Por exemplo, no crisântemo (Chrysanthemum morifolium), os primórdios florais não são iniciados até que um tamanho mínimo do ápice seja atingido. Em Arabidopsis, o suprimento de carboidratos na planta é transmitido pela pequena molécula sinalizadora trealose-6-fosfato, um dissacarídeo. Plantas que carecem de trealose-6-fosfato florescem muito tardiamente, mesmo sob condições indutivas, e esse dissacarídeo ativa as rotas de florescimento nas folhas e no ápice caulinar. O ápice recebe do resto da planta uma diversidade de fatores hormonais, entre outros, além de carboidratos e outros nutrientes. Evidências experimentais mostram que a aplicação de giberelinas (GAs) leva à formação de estruturas reprodutivas em plantas jovens de várias famílias de coníferas. O envolvimento das GAs endógenas no controle da reprodução também é indicado pelo fato de que outros tratamentos que aceleram a produção de cones em pinheiros (p. ex. remoção de raízes, estresse hídrico e carência de nitrogênio) muitas vezes também resultam em um armazenamento de GAs na planta. Uma classe importante de moléculas conservadas que controla as transições de fases em plantas é a dos micro-RNAs. Os micro-RNAs são pequenas moléculas de RNAs não codificantes que têm como alvo transcritos de mRNAs de outros genes pela homologia de sequências com pequenas regiões, interferindo assim em sua função (ver Capítulo 2). Em Arabidopsis e muitas outras plantas, incluindo árvores, o micro-RNA miR156 é a chave para controlar a transição da fase juvenil para a adulta (Figura 20.2). Alguns dos genes-alvo do miR156 promovem a transição para o florescimento. O nível do miR156 decresce ao longo do tempo, e, quando ele cai abaixo de um certo limiar, os genes-alvo são expressos e miR172 Competência para florescer As folhas adultas vegetativas são maiores e mais

alongadas, com tricomas abaxiais. (B) O declínio no nível do miR156 permite a expressão dos genes SPL9 e SPLTO, os quais regulam para cima a expressão do miR172. O miR172 regula para baixo seis fatores de transcrição do tipo AP2 que reprimem o florescimento. A liberação da repressão, combinada com a regulação positiva dos genes promotores de floração SPL3-5, torna a planta competente para florescer, permitindo a transição para o florescimento. O declínio no tamanho das folhas adultas reflete uma mudança gradual na alocação de açúcares das folhas para as estruturas reprodutivas em desenvolvimento. a mudança de fase torna-se possível. A superexpressão do micro-RNA é suficiente para atrasar a mudança de fase em Arabidopsis e em choupos. Além do miR156, o micro-RNA miR172 tem sido implicado em transições de fases em Arabidopsis. Os níveis do miR172 aumentam durante o desenvolvimento, enquanto os níveis do miR156 decaem. Ao contrário do miR156, cuja abundância é controlada pela idade da planta, a expressão do miR172 parece estar sob controle fotoperiódico (discutido mais adiante neste capítulo). Os alvos do miR172 incluem vários transcritos que codificam fatores de transcrição envolvidos na repressão do florescimento. Desse modo, o miR172 promove a mudança de fases do crescimento vegetativo adulto para o reprodutivo. Ritmos circadianos: o relógio interno Os organismos normalmente estão sujeitos a ciclos diários de luz e escuro, e tanto plantas quanto animais em geral exibem um comportamento rítmo associado a essas alterações. Exemplos desses ritmos incluem o movimento das folhas e pétalas (posições de dia e noite), a abertura e o fechamento estomáticos, os padrões de crescimento e esporulação em fungos (p. ex., Pilobolus e Neurospora), a hora do dia para emergência de pupas (a mosca-da-fruta, Drosophila) e os ciclos de atividade de roedores, assim como mudanças diárias nas taxas de processos metabólicos, como a fotossíntese e a respiração. Quando os organismos são transferidos de ciclos diários de luz-escuro para escuridão ou luz contínua, muitos desses ritmos continuam a ser expressos, ao menos, por vários dias. Sob tais condições uniformes, o período do ritmo fica próximo das 24 horas, e consequentemente

 o termo ritmo circadiano (do latim circa, “cerca de”, e diem, “dia”) é aplicado (ver Capítulo 16). Como os organismos continuam em um ambiente claro ou escuro constante, esses ritmos circadianos não podem ser respostas diretas à presença ou à ausência de luz, mas devem ser baseados em um marca-passo interno, com frequência denominado oscilador endógeno. Um modelo molecular para um oscilador endógeno vegetal foi descrito no Capítulo 16. O oscilador endógeno está acoplado a uma diversidade de processos fisiológicos, como movimentos foliares ou fotossíntese, e mantém o ritmo. Por isso, ele pode ser considerado o mecanismo do relógio, e as funções fisiológicas que estão sendo reguladas, como os movimentos foliares ou a fotossíntese, são, às vezes, denominadas ponteiros do relógio. (A) Período £—+ Amplitude Pontos de fase 595 Os ritmos circadianos exibem características marcantes Os ritmos circadianos surgem de fenômenos cíclicos que são definidos por três parâmetros: 1. Período, o tempo entre pontos comparáveis dentro do ciclo. Geralmente, o período é medido como o tempo entre máximos (picos) ou mínimos (vales) consecutivos (Figura 20.34). 2. Fase*, qualquer ponto no ciclo que seja reconhecido por seu relacionamento com o restante dele. Os pontos de fase mais óbvios são as posições de picos e vales. *O termo fase, neste contexto, não deve ser confundido com mudança de fases no desenvolvimento do meristema, discutido anteriormente. Um ritmo circadiano típico. O período é o tempo entre pontos comparáveis no ciclo repetitivo; a fase é qualquer ponto no ciclo reconhecível por seu relacionamento com o resto do ciclo; a amplitude é a distância entre um pico e um vale. Suspensão de um ritmo circadiano em luz intensa contínua e a liberação ou o reinício do ritmo após a transferência para o escuro. (6) 12E Um ritmo circadiano sincronizado a um ciclo de 24 horas de luz-escuro (L-E) e sua reversão para o período de curso livre (26 horas neste exemplo), após a transferência para o escuro contínuo. 12L I2E 12 ZE ABL (h) | (D) | | | | | | Pulso Ritmo de luz reajustado | | | | | | 12E (h) | 12L | ZE 12L 12E 12 Típica mudança de fases em resposta a um pulso de luz aplicado logo após a transferência para o escuro. O ritmo tem sua fase alterada (atrasado), sem alteração no período. Figura 20.3 Algumas características dos ritmos circadianos.

Amplitude, geralmente considerada como a distância entre pico e vale. A amplitude de um ritmo biológico com frequência pode variar, enquanto o período permanece constante (p. ex. na Figura 20.3B). Em condições de constante luminosidade ou escuro, os ritmos desviam de um período exato de 24 horas. Os ritmos, então, são desviados em relação ao horário solar, seja ganhando ou perdendo tempo, dependendo de o período ser mais curto ou mais longo do que 24 horas. Sob condições naturais, o oscilador endógeno é controlado (sincronizado) por um período verdadeiro de 24 horas por estímulos ambientais, sendo os mais importantes deles as transições luz-escuro, ao entardecer, e escuro-luz, ao amanhecer (Figura 20.3€). Esses sinais ambientais são denominados Zeitgebers (termo alemão para "fornecedores do tempo"). Quando eles são removidos (p. ex. por transferência ao escuro contínuo), o ritmo é considerado de curso livre e reverte ao período circadiano característico do organismo específico (ver Figura 20.3B). Embora sejam gerados internamente, os ritmos normalmente necessitam de um sinal ambiental, como a exposição à luz ou a mudança de temperatura, para iniciarem sua expressão. Além disso, muitos ritmos ficam amortecidos (i.e. a amplitude diminui) quando o organismo está sujeito a um ambiente constante por vários ciclos. Quando isso ocorre, um Zeitgeber ambiental, como uma transferência da luz para o escuro ou uma mudança na temperatura, é necessário para reiniciar o ritmo (ver Figura 20.30). Observe que o relógio em si não reduz a amplitude; apenas é afetado o acoplamento entre o relógio molecular (oscilador endógeno) e a função fisiológica. O relógio circadiano não teria valor para o organismo se não pudesse manter uma contagem acurada de tempo sob as temperaturas flutuantes experimentadas em condições naturais. Na verdade, a temperatura tem pouco ou nenhum efeito sobre o período do ritmo de curso livre. A característica que permite ao relógio monitorar o tempo em diferentes temperaturas é chamada de compensação de temperatura. Embora todas as etapas bioquímicas na rota sejam sensíveis à temperatura, é provável que suas respostas à temperatura se anulem mutuamente. Por exemplo, alterações nas taxas de síntese de intermediários poderiam ser compensadas por mudanças paralelas em suas taxas de degradação. Assim, os níveis de equilíbrio dos reguladores do relógio

permaneceriam constantes sob temperaturas diferentes. A mudança de fase ajusta os ritmos circadianos aos diferentes ciclos dia-noite Nos ritmos circadianos, as respostas fisiológicas estão acopladas a um ponto específico no tempo do oscilador endógeno, de modo que a resposta ocorre em um momento em particular do dia. Um único oscilador pode estar acoplado a múltiplos ritmos circadianos, que podem até mesmo estar fora de fase uns com os outros. Como essas respostas permanecem no tempo quando as durações diárias dos períodos de luz e escuro mudam com as estações? Os pesquisadores normalmente testam a resposta do oscilador endógeno colocando um organismo em escuro contínuo e examinando a resposta aos curtos pulsos de luz (em geral, menos do que 1 hora), aplicados em diferentes pontos de fase durante o ritmo de curso livre. Quando um organismo está sincronizado a um ciclo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro e, após, lhe é permitido ter curso livre no escuro, a fase do ritmo que coincide com o período de luz do ciclo sincronizado anterior é chamada de dia subjetivo, e a fase que coincide com o período escuro é denominada noite subjetiva. Se um pulso de luz é aplicado durante as primeiras horas da noite subjetiva, o ritmo é atrasado; o organismo interpreta o pulso de luz como o final do dia anterior (Figura 20.3D). Por outro lado, um pulso de luz aplicado no final de uma noite subjetiva avança a fase do ritmo; dessa vez, o organismo interpreta o pulso de luz como o início do dia seguinte. Essa é precisamente a resposta que seria esperada se o ritmo fosse capaz de permanecer no tempo local mesmo quando as estações mudassem. Essas respostas de mudança de fase possibilitam ao ritmo ser sincronizado a ciclos de aproximadamente 24 horas com diferentes durações de luz e escuro, e elas demonstram que o ritmo pode ser ajustado às variações sazonais no comprimento do dia. Fitocromos e criptocromos sincronizam o relógio O mecanismo molecular pelo qual um sinal luminoso provoca uma mudança de fase ainda não é conhecido, porém estudos em Arabidopsis identificaram alguns dos elementos-chave do oscilador circadiano e suas entradas (inputs) e saídas (outputs) (ver Capítulo 16). Os níveis baixos e os comprimentos de onda específicos de luz que podem induzir a mudança de fase indicam que a resposta à luz deve ser mediada por fotorreceptores específicos e não pela taxa fotossintética. Por exemplo, a sincronização pela luz vermelha dos movimentos foliares rítmicos de dia/noite em Samanea, uma leguminosa arbórea subtropical, é

uma resposta de baixa fluência mediada por fitocromo (ver Capítulo 16). A Arabidopsis possui cinco fitocromos, que, com exceção do fitocromo C, estão envolvidos na sincronização do relógio. Cada fitocromo atua como um fotorreceptor específico para luz vermelha, vermelho-distante ou azul. Além dos fitocromos, as plantas percebem a luz por meio de criptocromos (CRY), e, em plantas, as proteínas CRY1 e CRY2 participam na sincronização do relógio pela luz azul, como o fazem em insetos e mamíferos (ver Capítulo 18). De modo surpreendente, as proteínas CRY também parecem ser necessárias para a sincronização normal pela luz vermelha. Uma vez que essas proteínas não absorvem a luz vermelha, essa exigência sugere que CRY1 e CRY2 podem atuar como intermediárias na sinalização pelo fitocromo durante a sincronização do relógio. Na Drosophila, as proteínas CRY interagem fisicamente com os componentes do relógio e, assim, constituem parte do mecanismo oscilador. Contudo, esse não parece

ser o caso em Arabidopsis, em que os mutantes duplos cry1/ cry2 são deficientes em sincronização, mas apresentam ritmos circadianos normais. Em plantas, tem sido mostrado que CRY2 fotoativado é capaz de ativar o florescimento, em resposta à luz azul, diretamente pela expressão aumentada de um gene-chave no florescimento, o FT (FLOWERING LOCUS T, que será discutido mais adiante neste capítulo). Fotoperiodismo: monitoração do comprimento do dia Como foi visto, o relógio circadiano possibilita aos organismos repetir certos eventos moleculares ou bioquímicos em determinadas horas do dia ou da noite. O fotoperiodismo, ou a capacidade de um organismo de perceber o comprimento do dia, torna possível para um evento ocorrer em determinado momento do ano, permitindo, desse (A) 20 - 1 1 60º 19F I I 18- à] 1 I] 17 I I 16F]] I] 15 I I 14 N]] > 1 1 uv 13 EAN a 0º | 212 o I I P LI 1 I I 11 I I 1] I] 10 1 I | 9 | à I I] I I I 8 1] I] 7 Equinócio Solstício Equinócio de março de junho de setembro 6H l l l l l l l l 1] J F M AM J 3 A S (0) N D Meses do ano (B) A: E e. 60º [É 30º Hi WS f RE TT N o EYES 0 | 7 ES) Eee =] a Ç E > El | Z | Il éoº 597 modo, uma resposta sazonal. Os ritmos circadianos e o fotoperiodismo têm a propriedade comum de responder a ciclos de luz e escuro. Precisamente na linha do Equador, os comprimentos do dia e da noite são iguais e constantes durante o ano todo. À medida que se dá o deslocamento da linha do Equador para os polos, os dias tornam-se mais longos no verão e mais curtos no inverno (Figura 20.4). As espécies vegetais desenvolveram a capacidade de perceber essas mudanças sazonais no comprimento do dia, e suas respostas fotoperiódicas específicas são fortemente influenciadas pela latitude de origem. Os fenômenos fotoperiódicos são observados tanto em animais quanto em plantas. No reino animal, o comprimento do dia controla atividades sazonais como hibernação, desenvolvimento de revestimentos de verão e inverno e atividade reprodutiva. As respostas das plantas controladas pelo comprimento do dia são numerosas; elas incluem a iniciação do florescimento, a reprodução assexual, a formação de órgãos de reserva e a indução de dormência. As plantas podem ser classificadas por suas respostas fotoperiódicas Várias espécies vegetais florescem durante os dias longos de verão. Por muitos anos, os fisiologistas vegetais acreditaram que a correlação entre os

dias longos e o florescimento era uma consequência da acumulação de produtos da fotossíntese sintetizados durante aqueles dias. O trabalho de Wightman Garner e Henry Allard, conduzido na década de 1920, nos laboratórios do Departamento de Agricultura dos EUA (USDA), em Beltsville, Maryland, mostrou que essa hipótese estava incorreta. Garner e Allard constataram que uma variedade mutante de tabaco, “Maryland Mammoth”, crescia bastante até cerca de 5 m de altura, porém não florescia nas condições predominantes do verão (Figura 20.5). Entretanto, as plantas floresceram em casa de vegetação durante o inverno sob condições naturais de luz. Esses resultados acabaram levando Garner e Allard a testar o efeito de dias artificialmente encurtados, cobrindo as plantas cultivadas durante os dias longos do verão com uma tenda à prova de luz, do final da tarde até a manhã seguinte. Esses dias curtos artificiais provocaram o florescimento das plantas. Garner e Allard concluíram que o comprimento do dia, em vez da acumulação de produtos da fotossíntese, é o fator determinante do florescimento. Eles puderam confirmar sua hipótese em muitas espécies e condições diferentes. Esse trabalho lançou as bases para a subsequente e extensa pesquisa sobre as respostas fotoperiódicas. Figura 20.4 (A) Efeito da latitude sobre o comprimento do dia, em diferentes épocas do ano, no hemisfério norte. O comprimento do dia foi medido no dia 20 de cada mês. (B) Mapa-múndi mostrando longitudes e latitudes.

Embora muitos outros aspectos do desenvolvimento das plantas também possam ser afetados pelo comprimento do dia, o florescimento é a resposta que tem sido mais estudada. Espécies em florescimento tendem a se enquadrar em uma das duas principais categorias de respostas fotoperiódicas: plantas de dias curtos e plantas de dias longos. º Plantas de dias curtos (SDPs, short-day plants) florescem apenas em dias curtos (SDPs qualitativas) ou têm florescimento acelerado por dias curtos (SDPs quantitativas). º Plantas de dias longos (LDPs, long-day plants) florescem somente em dias longos (LDPs qualitativas) ou têm florescimento acelerado por dias longos (LDPs quantitativas). A distinção essencial entre LDPs e SDPs é que o florescimento nas LDPs é estimulado somente quando o comprimento do dia excede uma certa duração, chamada de comprimento crítico do dia, em cada ciclo de 24 horas, 100 50 Figura 20.6 Resposta fotoperiódica em plantas de dias longos e plantas de dias curtos. A duração crítica varia conforme a espécie. Neste —) Porcentagem de florescimento Plantas de dias longos (LDPs) Plantas de dias longos florescem quando o comprimento do dia excede (ou o comprimento da noite é menor que) certa duração crítica em um ciclo de 24 horas. Figura 20.5 Mutante de tabaco “Maryland Mammoth” (à direita), comparado com tabaco do tipo selvagem (à esquerda). Ambas as plantas foram cultivadas durante o verão em casa de vegetação. (Estudantes da University of Wisconsin utilizados como escala.) (Cortesia de R. Amasino.) enquanto o estímulo do florescimento nas SDPs requer um comprimento do dia menor que essa duração. O valor absoluto do comprimento crítico do dia varia amplamente entre as espécies, e uma classificação fotoperiódica correta só pode ser feita quando o florescimento é examinado para uma gama de comprimentos do dia (Figura 20.6). As LDPs podem medir efetivamente o aumento da duração dos dias da primavera ou o início do verão e retardar o florescimento até que o comprimento crítico do dia seja atingido. Muitas variedades de trigo (Triticum aestivum) comportam-se dessa maneira. As SDPs em geral florescem no outono, quando os dias encurtam abaixo de um comprimento crítico do dia, como ocorre em muitas variedades de C. morifolium. Contudo, o comprimento do dia isoladamente é um sinal ambíguo, pois não pode distinguir entre primavera e outono. As plantas exibem várias adaptações para

evitar a ambiguidade do sinal do comprimento do dia. Uma delas é a presença de uma fase juvenil que impede que a planta responda ao comprimento do dia durante a primavera. Outro mecanismo para evitar a ambiguidade do comprimento do dia é a ligação da exigência de temperatura a uma resposta fotoperiódica. Certas espécies de plantas, como o trigo de inverno, não respondem ao fotoperíodo até que tenha ocorrido um período de frio (vernalização ou hibernação). (A vernalização será discutida mais adiante neste capítulo.) Outras plantas evitam a ambiguidade sazonal pela distinção entre dias em encurtamento e alongamento. Essas plantas com "dualidade de duração do dia" se enquadram em duas categorias: º Plantas de dias longos-curtos (LSDPs, long-short-day plants) florescem somente após uma sequência de dias longos seguida por dias curtos. As LSDPs, como Bryophyllum, Kalanchoe e jasmim-da-noite (Cestrum nocturPlantas de dias E curtos (SDPs) Plantas de dias curtos florescem quando o comprimento do dia é menor que (ou o comprimento da noite excede) certa duração crítica em um ciclo de 24 horas. SN exemplo, as SDPs e as LDPs . . ! : ; Comprimento do dia floresceriam em fotoperíodos entre 12 e 14 horas. Comprimento da noite 18 I 14 10 8 6 4 2 I 12 12

 num), florescem no final do verão e no outono, quando os dias estão encurtando. * Plantas de dias curtos-longos (SLDPs, short-long-day plants) florescem apenas após uma sequência de dias curtos seguida por dias longos. As SLDPs, como trevo-branco (Trifolium repens), campainha (Campanula medium) e echevéria (Echeveria harmsii), florescem no início da primavera em resposta ao aumento do comprimento dos dias. Por fim, espécies que florescem em qualquer condição de fotoperíodo são referidas como plantas de dias neutros (DNPs, day-neutral plants). As DNPs são insensíveis ao comprimento do dia. O florescimento em DNPs em geral está sob regulação autônoma, isto é, controle do desenvolvimento interno. Algumas espécies de dias neutros, como o feijoeiro (Phaseolus vulgaris), evoluíram próximo à linha do Equador, onde o comprimento do dia é constante ao longo do ano. Muitas plantas anuais de deserto, como pincel-do-deserto (Castilleja chromosa) e verbena-do-deserto-arenoso (Abronia villosa), germinam, crescem e florescem rapidamente sempre que existe disponibilidade suficiente de água. Elas também são DNPs. A folha é o sítio de percepção do sinal fotoperiódico O estímulo fotoperiódico em LDPs e SDPs é percebido pelas folhas. Por exemplo, o tratamento de uma única folha de Xanthium (SDP) com curtos fotoperíodos é suficiente para causar a formação de flores, mesmo quando o resto da planta está exposto a dias longos. Assim, em resposta ao fotoperíodo, a folha transmite um sinal que regula a transição para o florescimento no ápice do caule. Os processos regulados pelo fotoperíodo que ocorrem nas folhas, resultando na transmissão do estímulo floral para o ápice do caule, são referidos coletivamente como indução fotoperiódica. A indução fotoperiódica pode ocorrer em uma folha que tenha sido separada da planta. Por exemplo, na SDP Perilla crispa (um membro da família das mentas), uma folha excisada exposta a dias curtos pode causar florescimento quando enxertada a uma planta não induzida mantida sob dias longos. Esse resultado indica que a indução fotoperiódica depende de eventos que ocorrem exclusivamente na folha. As plantas monitoram o comprimento do dia pela medição do comprimento da noite Sob condições naturais, os comprimentos do dia e da noite configuram um ciclo de 24 horas de luz e escuro. Em princípio, uma planta poderia perceber um comprimento crítico do dia pela

medição da duração tanto da luz quanto do escuro. Grande parte do trabalho experimental nos primeiros estudos sobre o fotoperiodismo foi dedicada a estabelecer qual parte do ciclo de luz-escuro é o fator de controle do florescimento. Os resultados mostraram que o florescimento das SDPs é determinado primordialmente pela duração do escuro (Figura 20.7A). Foi possível induzir o florescimento em SDPs com períodos de luz mais longos que o valor crí599 tico, desde que fossem seguidos por noites suficientemente longas (Figura 20.7B). Da mesma forma, as SDPs não floresciam quando dias curtos eram seguidos por noites curtas. Experimentos mais detalhados demonstraram que a contagem do tempo do fotoperíodo nas SDPs é uma questão de medição da duração do escuro. Por exemplo, o florescimento ocorreu somente quando o período de escuro excedeu 8,5 horas no cardo (Xanthium strumarium) ou 10 horas na soja (Glycine max). A duração do escuro também se mostrou importante nas LDPs (ver Figura 20.7). Essas plantas floresciam em dias curtos, desde que o comprimento da noite também fosse curto; contudo, um regime de dias longos seguidos por noites longas não surtia efeito. Quebras da noite podem cancelar o efeito do período de escuro Uma característica que demonstra a importância do período de escuro é que ele pode se tornar ineficaz pela interrupção com uma curta exposição à luz, chamada de quebra da noite (ver Figura 20.74). Por outro lado, a interrupção de um dia longo com um breve período de escuro não cancela o efeito do dia longo (ver Figura 20.7B). Tratamentos de quebra da noite, de apenas poucos minutos, são eficazes para impedir o florescimento de muitas SDPs, incluindo Xanthium e Pharbitis, mas exposições muito mais longas são necessárias para promover o florescimento em LDPs. Além disso, o efeito de uma quebra da noite varia bastante de acordo com a hora em que é aplicado. Tanto para LDPs quanto para SDPs, uma quebra da noite mostrou-se mais eficaz quando aplicada próxima à metade de um período de escuro de 16 horas (Figura 20.8). A descoberta do efeito da quebra da noite e de sua dependência do tempo teve várias consequências importantes. Ela estabeleceu o papel central do período de escuro e forneceu um meio de investigação valioso para o estudo da cronometragem fotoperiódica. Como são necessárias apenas pequenas quantidades de luz, tornou-se possível estudar a ação e a identidade do fotorreceptor sem a interferência dos efeitos da fotossíntese e de outros fenômenos não fotoperiódicos. Essa

descoberta levou também ao desenvolvimento de métodos comerciais para a regulação do momento do florescimento em espécies hortícolas, como Kalanchoe, crisântemo e poinsétia (Euphorbia pulcherrima). A cronometragem fotoperiódica durante a noite depende do relógio circadiano O efeito decisivo do comprimento da noite no florescimento indica que a medição da passagem do tempo no escuro é fundamental na cronometragem fotoperiódica. A maioria das evidências disponíveis é favorável ao mecanismo com base em um ritmo circadiano. De acordo com a hipótese do relógio, a cronometragem fotoperiódica depende de um oscilador circadiano endógeno do tipo descrito anteriormente neste capítulo (ver também Capítulo 16). O oscilador central está acoplado a vários processos fisiológicos que envolvem expressão gênica, incluindo o florescimento em espécies fotoperiódicas.

600 Crescimento e Desenvolvimento Unidade Ill (A) Luz —— Duração crítica do escuro Flash de luz MN 8 Quebra da noite Escuro E Plantas de dias curtos Plantas de dias curtos (noites longas) florescem quando o comprimento da noite excede um período crítico de escuro. A interrupção do período de escuro por um breve tratamento de luz (uma quebra da noite) impede o florescimento. (B) Tratamento de luz Resposta de florescimento Escuro SDP LDP Vegetativo Figura 20.7 Regulação fotoperiódica do florescimento. (A) Efeitos sobre SDPs e LDPs. (B) Efeitos da duração do período de escuro sobre o florescimento. O tratamento de SDPs e LDPs com fotoperíodos diferentes mostra claramente que a variável crítica é a duração do período de escuro. As medições do efeito de uma quebra da noite no florescimento podem ser usadas para investigar o papel dos ritmos circadianos na cronometragem fotoperiódica. Por exemplo, quando indivíduos de soja, que são SDPs, são transferidos de um período de 8 horas de luz para um período estendido de escuro de 64 horas, a resposta de florescimento a quebras da noite mostra um ritmo circadiano (Figura 20.9). Plantas de dias longos Plantas de dias longos (noites curtas) florescem se o comprimento da noite for mais curto que um período crítico. Em algumas plantas de dias longos, o encurtamento da noite com uma quebra induz o florescimento. Esse tipo de experimento fornece suporte consistente para a hipótese do relógio. Se essas SDPs estivessem simplesmente medindo o comprimento da noite pelo acúmulo Vegetativô ENE de um intermediário em particular durante o período de nes escuro, qualquer período de escuro maior do que o compriVegeiailio FER mento crítico da noite deveria causar florescimento. Contudo, longos períodos de escuro não são indutivos para o Vegeiátivo Plorescando florescimento se a quebra da noite for aplicada em um mo> mento que não coincida propriamente com certa fase do osVegetativo EFlSTe do cilador circadiano endógeno. Essa descoberta demonstra que o florescimento em SDPs requer um período de escuro com duração suficiente e um sinal de amanhecer em um momento apropriado dentro do ciclo circadiano (ver Figura 20.3). A observação de que a resposta fotoperiódica pode ter sua fase alterada por tratamentos de luz é a evidência adicional para o papel de um oscilador circadiano na medição do fotoperíodo (ver Tópico 20.5 na internet). O modelo de coincidência baseia-se em fases oscilantes de sensibilidade à luz

Como uma oscilação com um período de 24 horas mede uma duração crítica de escuro de 8 a 9 horas, conforme acontece em Xanthium, uma SDP? Erwin Búnning propôs, em 1936, que o controle do florescimento pelo fotoperiodismo é alcançado por uma oscilação de fases com diferentes sensibilidades à luz. Essa proposta evoluiu para o modelo de coincidência, no qual o oscilador circadiano controla o momento de ocorrência das fases sensível e insensível à luz.

 Figura 20.8 O momento no qual uma quebra da noite é aplicada determina a resposta do florescimento. Quando aplicada durante um período longo de escuro, uma quebra da noite promove o florescimento em LDPs e o inibe em SDPs. Em ambos os casos, o maior efeito sobre o florescimento ocorre quando a quebra da noite é aplicada próxima à metade do período de 16 horas de escuro. À LDP Fuchsia, foi aplicada uma hora de exposição à luz vermelha em um período de 16 horas de escuro. Xanthium, SDP, foi exposto à luz vermelha por 1 minuto em um período de 16 horas de escuro. (Dados para Fuchsia Om de Vince-Prue, 1975; dados para Xanthium de Salisbury, 1963, e Papenfuss 2 e Salisbury, 1967.) 8h Período de luz 100 50 = Porcentagem do florescimento máximo A capacidade da luz de promover ou inibir o florescimento depende da fase na qual ela é aplicada. Quando um sinal luminoso é administrado durante a fase do ritmo sensível à luz, o efeito é de promover o florescimento nas LDPs ou de evitar o florescimento nas SDPs. As fases de sensibilidade e insensibilidade à luz continuam a oscilar no escuro. Como mostrado na Figura 20.9, o florescimento nas SDPs é induzido somente quando a exposição à luz, a partir de uma quebra da noite ou do amanhecer, ocorre após a fase do ritmo sensível à luz ter sido completada. Se um experimento similar é realizado com uma LDP, o florescimento é induzido apenas quando a quebra da noite ocorre durante a fase do ritmo que é sensível à luz. Em outras palavras, o florescimento tanto em SDPs como em LDPs é induzido quando a exposição à luz coincide com a fase apropriada do ritmo. Essa oscilação continuada das fases sensível e insensível na ausência de sinais de luz de amaFigura 20.9 Florescimento rítmico em resposta a quebras da noite. Nesse experimento, a soja (G. max), uma SDP, recebeu ciclos de 8 horas de luz seguidos de períodos de 64 horas de escuro. Uma quebra da noite de 4 horas foi aplicada em vários momentos durante o longo período de escuro indutivo. A resposta do florescimento, plotada como uma porcentagem do máximo, foi, então, plotada para cada quebra da noite aplicada. Observe que uma quebra da noite aplicada a 26 horas induziu o florescimento máximo, enquanto não houve florescimento quando a quebra da noite foi aplicada a 40 horas. Além disso, esse experimento demonstra que a sensibilidade ao efeito de uma quebra da noite apresenta um ritmo circadiano.

Esses dados sustentam um modelo no qual o florescimento em SDPs é induzido somente quando o amanhecer (ou uma quebra da noite) ocorre após completada a fase sensível à luz. Nas LDPs, a quebra de luz deve coincidir com a fase sensível à luz para que ocorra O florescimento. (Dados de Coulter e Hamner, 1964.) 601 Xanthium (SDP) período de 16 h de escuro Quebra da noite: 1 min de luz vermelha Fuchsia (LDP) período de on de escuro Quebra da noite: 1h de luz vermelha 4 6 8 10 12 14 16 Momento da quebra da noite a partir do início do período de escuro (h) nhecer ou entardecer é característica de uma diversidade de processos controlados pelo oscilador circadiano. A coincidência da expressão de CONSTANS e luz promove o florescimento em LDPs De acordo com o modelo de coincidência, as respostas das plantas floríferas são sensíveis à luz apenas em certos momentos do ciclo dia-noite. Um componente-chave de uma rota reguladora que promove o florescimento de Arabidopsis em dias longos é um gene chamado CONSTANS (CO), que codifica uma proteína dedo-de-zinco, que, por sua vez, regula a transcrição de outros genes. CO foi inicialmente identificado em um mutante de Arabidopsis, co, que era incapaz de exibir uma resposta fotoperiódica de florescimento. A expressão de CO é controlada pelo relógio circadiano, com o pico de atividade ocorrendo 12 horas após o amanhecer (Figura 20.104). Estudos genéticos e moleculares mostraram que, em Arabidopsis, a proteína 100 -Flores50 Porcentagem de florescimento máximo zn| E opepIlqisuas 8 16 24 32 40 48 56 64 72 Período de luz Momento no qual a quebra da noite foi aplicada (h)

 CO acumula-se em resposta a dias longos e isso acelera o florescimento (Figura 20.10B). Conforme indicado na Figura 20.10B, uma característica crítica do mecanismo de coincidência em Arabidopsis, LDP, é que o florescimento é promovido quando o gene CO é expresso na folha (o sítio de percepção do estímulo fotoperiódico) durante o período de luz. O aumento no mRNA de CO que ocorre durante os dias curtos não leva a um aumento na proteína CO, porque a expressão de CO ocorre inteiramente no escuro. Por outro lado, durante dias longos, a expressão de CO é acompanhada por um aumento no nível da proteína CO, porque pelo menos parte da expressão coincide com o período de luz (ver Figura 20.10B). Como consequência, dias longos são indutivos para o florescimento de Arabidopsis porque o nível da proteína CO aumenta. Dias curtos não são indutivos porque o nível da proteína CO não aumenta na ausência de luz. Desse modo, uma característica importante do modelo de coinArabidopsis mRNA de CO. Proteína CO — mRNA de FT— (B) mRNA de CO. Proteína CO— E jL li 0 6 12 18 24 Horas Figura 20.10 Base molecular do modelo de coincidência em Arabidopsis (A e B) e no arroz (C e D). (A) Em Arabidopsis, em dias curtos, há pouca sobreposição entre a expressão do mRNA de CO e a luz do dia. A proteína CO não se acumula em níveis suficientes no floema para promover a expressão do estímulo floral transmissível, proteína FT, e a planta permanece vegetativa. (B) Sob dias longos, o pico de abundância do mRNA de CO (das 12 às 16 horas) sobrepõe-se com a luz do dia (percebida por phyA e pelo criptocromo [cry]), permitindo que a proteína CO se acumule. CO ativa a expressão do mRNA de FT no floema, o que causa o florescimento quando a proteína FT é translocada até o meristema apical. (C) No arroz, sob mRNA de Hd3a — mRNA de Hd3a —| cidência é que precisa haver uma sobreposição (coincidência) entre a síntese do mRNA de CO e a luz do dia, de modo que a luz possa permitir que a proteína ativa CO se acumule a um nível que promova o florescimento. A oscilação circadiana do mRNA de CO fornece uma explicação para a ligação entre a percepção fotoperiódica e o relógio circadiano. Porém, como a luz do dia leva à acumulação da proteína CO? Uma pista para a função da luz foi fornecida por experimentos em que CO foi expresso a partir de um promotor constitutivo. Sob essas condições, o mRNA de CO foi expresso continuamente, e seu nível

permaneceu constante ao longo de todo o ciclo dia-noite. No entanto, a abundância da proteína CO continuou a oscilar, sugerindo que ela é regulada por um mecanismo pós-transcricional. O mecanismo pós-transcricional é baseado, em parte, em diferenças nas taxas de degradação de CO na luz versus no escuro. Durante o escuro, CO é marcada com Arroz (O mRNA de Hd... Proteína Hd1— (D) mRNA de Hd1.. Proteína Hd1 — 0 6 12 18 24 Horas dias curtos, a falta de coincidência entre a expressão do mRNA de Hd? e a luz do dia impede a acumulação da proteína Hd1, que age como um repressor do gene que codifica o estímulo floral transmissível em arroz e FT relativo, Hd3a. Na ausência do repressor proteico Hd1, o mRNA de Hd3a é expresso, e a proteína que o codifica é translocada para o meristema apical, onde causa o florescimento. (D) Sob dias longos (percebidos pelo fitocromo), o pico da expressão do mRNA de Hd7 sobrepõe-se com o dia, permitindo a acumulação da proteína repressora Hd1. Como resultado, o mRNA de Hd3a não é expresso, e a planta permanece vegetativa. (De Hayama e Coupland, 2004.)

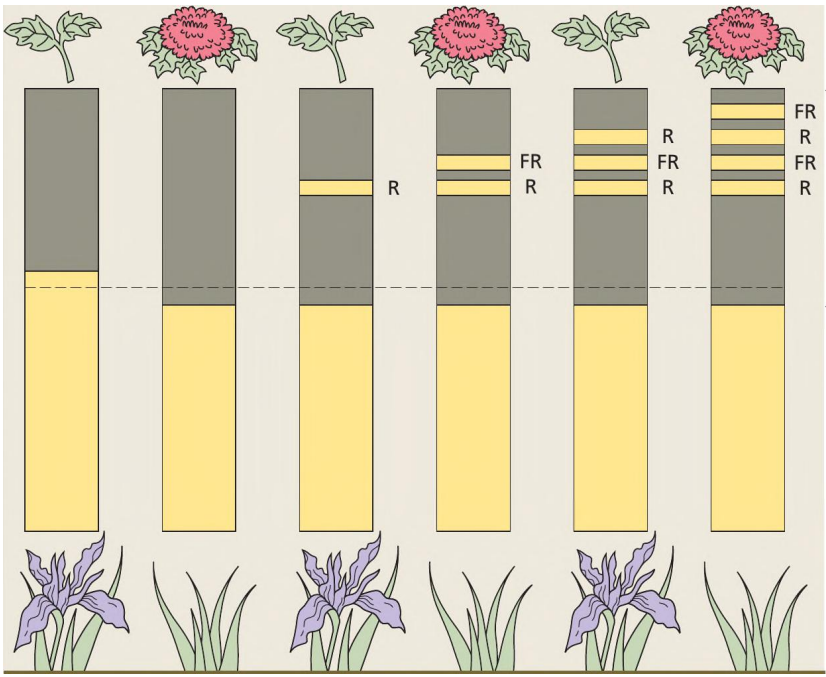
 ubiquitina e rapidamente degradada pelo proteassomo 265 (ver Capítulo 2). A luz parece aumentar a estabilidade da proteína CO, permitindo que ela se acumule durante o dia. Isso explica por que CO promove o florescimento apenas quando a expressão de seu mRNA coincide com o período de luz. No escuro, a proteína CO não se acumula porque é rapidamente degradada. No entanto, a situação é mais complicada do que um simples interruptor luz-escuro regulando a reciclagem de CO. O efeito da luz na estabilidade de CO depende do fotorreceptor envolvido. Fotorreceptores diferentes não apenas contribuem para estabelecer a fase do ritmo circadiano, mas, mais diretamente, eles também afetam a acumulação da proteína CO e o florescimento. Durante a manhã, a sinalização do phyB parece aumentar a degradação de CO, enquanto à noite (quando a proteína CO se acumula em dias longos) criptocromos e phyA antagonizam essa degradação e permitem à proteína CO se acumular (ver Figura 20.10; Tópico 20.6 na internet). Como a proteína CO estimula o florescimento em plantas de dias longos? CO, um regulador transcricional, promove o florescimento por estimulação da expressão de um sinal floral chave, o FLOWERING LOCUS T (FT). Conforme é descrito posteriormente neste capítulo, existe atualmente a evidência de que a proteína FT seja o sinal móvel no floema que estimula a evocação de flores no meristema. Uma rota similar é utilizada para promover o florescimento em SDPs, como discutido a seguir. SDPs usam um mecanismo de coincidência para inibir o florescimento em dias longos Estudos de florescimento no arroz, SDP, mostraram que o mecanismo básico de coincidência para a percepção do fotoperíodo é conservado nesta espécie e em Arabidopsis. Durante a longa história de cultivo do arroz, melhoristas identificaram alelos variantes de vários genes que modificam o comportamento do florescimento. Os genes do arroz Heading-date1 (Hd1) e Heading-date3a (Hd3a) codificam proteínas homólogas a CO e FT, respectivamente, de Arabidopsis. Em plantas transgênicas, a superexpressão de FT em Arabidopsis e de Hd3a no arroz resulta em rápido florescimento, independentemente do fotoperíodo, demonstrando que tanto FT quanto Hd3a são fortes promotores do florescimento. Além disso, a expressão de ambos os genes nativos FT e Hd3a é substancialmente elevada durante

fotoperíodos indutivos (dias longos em Arabidopsis e dias curtos no arroz) (Figura 20.10C). Também, Hd1 do arroz e CO de Arabidopsis exibem padrões similares de acumulação circadiana de mRNA. A diferença entre arroz e Arabidopsis é que, no arroz (SDP), Hd1 atua como um inibidor da expressão de Hd3a. Ou seja, no arroz, a coincidência da expressão de Hd1 e da sinalização luminosa por meio do fitocromo suprime o florescimento, inibindo a expressão de Hd3a (Figura 20.10D). Ao contrário, CO promove a expressão de seu gene a ju603 sante, FT, em Arabidopsis (LDP). Assim, o florescimento no arroz SDP ocorre apenas quando Hd1 é expresso exclusivamente no escuro. Notavelmente, as diferentes respostas ao fotoperíodo de SDPs versus LDPs são em parte devidas aos efeitos opostos desse componente, CO/Hdl, do sistema de percepção fotoperiódico. No entanto, é importante observar que o fotoperiodismo é altamente complexo. Outros mecanismos reguladores, que fazem o ajuste fino das respostas de SDPs e LDPs a mudanças no comprimento do dia, certamente estão presentes. O fitocromo é o fotorreceptor primário no fotoperiodismo Experimentos de quebra da noite são adequados para o estudo da natureza dos fotorreceptores (ver Capítulo 16) envolvidos na recepção dos sinais de luz durante a resposta fotoperiódica. A inibição do florescimento em SDPs por quebras da noite foi um dos primeiros processos fisiológicos que mostraram estar sob controle do fitocromo (Figura 20.11). Em muitas SDPs, uma quebra da noite torna-se eficaz somente quando a dose de luz aplicada for suficiente para saturar a fotoconversão de Pr (fitocromo que absorve a luz vermelha) em Pfr (fitocromo que absorve a luz vermelho-distante) (ver Capítulo 16). Uma exposição subsequente à luz vermelho-distante, que fotoconverte o pigmento de volta para a forma fisiologicamente inativa Pr, restaura a resposta de florescimento. Os espectros de ação para a inibição e a restauração da resposta de florescimento em SDPs são mostrados na Figura 20.12. Um pico de 660 nm, ponto de máxima absorção do Pr, é obtido quando plântulas de Pharbitis, cultivadas no escuro, são utilizadas para evitar a interferência da clorofila. Por outro lado, os espectros para Xanthium dão um exemplo da resposta em plantas verdes, nas quais a presença da clorofila pode causar alguma discrepância entre o espectro de ação e o espectro de absorção de Pr. Esses espectros de ação e a reversibilidade vermelho/vermelho-distante das respostas às quebras da noite confirmam o papel do fitocromo como o

fotorreceptor que está envolvido na medição do fotoperíodo nas SDPs. Outra demonstração do papel crítico do fitocromo no fotoperiodismo em SDPs vem de análises genéticas. No arroz, o gene PHOTOPERIOD SENSITIVITYS (Se5) codifica uma proteína similar à HY1 de Arabidopsis. Ses e HY1 são enzimas que catalisam uma etapa na biossíntese do cromóforo dos fitocromos. Mutações em Se5 fazem o arroz florescer extremamente rápido, independentemente da duração do dia. Experimentos com quebras da noite em LDPs também mostraram o envolvimento do fitocromo. Assim, em algumas LDPs, uma quebra da noite com luz vermelha promove o florescimento, e uma exposição subsequente à luz vermelho-distante impede essa resposta (ver Figura 20.11).

604 Unidadelll + Crescimento e Desenvolvimento Planta de dias curtos (noites longas) 24, 20 16H Figura 20.11 Controle do florescimento por fitocromo pela luz vermelha (R, red) e vermelho-distante (FR, far-red). Um flash de luz vermelha durante o período de escuro induz o florescimento em uma LDP, sendo o efeito revertido por um flash de luz vermelho-distante. Essa resposta indica o envolvimento do fitocromo. Em SDPs, um flash de luz vermelha Horas más No T ou Planta de dias longos (noites curtas) Um ritmo circadiano na promoção do florescimento por luz vermelho-distante foi observado em LDPs de cevada (Hordeum vulgare), no joio (Lolium temulentum) e em Arabidopsis (Figura 20.13). A resposta é proporcional à irradiância e à duração da luz vermelho-distante e é, portanto, uma resposta à alta irradiância (HIR, high-irradiance response; ver Capítulo 16). Como em outras HIRs, phyA é o fitocromo capaz de mediar a resposta à luz vermelho-distante. Coerente com um papel do phyA no florescimento de LDPs, mutações no gene PHYA atrasam o florescimento em Arabidopsis. 50 Eficiência relativa da luz 700 Comprimento de onda (nm) [i2-= = = >—= = = = = = = = = = =), 500 600 800 impede o florescimento, sendo o efeito revertido por um flash de luz vermelho-distante. a210u ep 021112 OjusW duos Contudo, em algumas LDPs, o papel do fitocromo é mais complexo do que em SDPs, porque um fotorreceptor de luz azul também participa da resposta. Um fotorreceptor de luz azul regula o florescimento em algumas plantas de dias longos Em algumas LDPs, como Arabidopsis, a luz azul pode promover o florescimento. Isso sugere a possível participação de um fotorreceptor de luz azul no controle do florescimento. Conforme foi discutido no Capítulo 18, os criptocromos, codificados pelos genes CRY1 e CRY2, são fotorreceptores de luz azul que controlam o crescimento de plântulas de Arabidopsis. Como observado anteriormente, a proteína CRY também foi implicada na sincronização do oscilador circadiano. O papel da luz azul no florescimento e sua relação com os ritmos circadianos foram investigados pelo uso de uma Figura 20.12 O espectro de ação para o controle do florescimento por quebras da noite mostra o envolvimento do fitocromo. O florescimento nas SDPs é inibido por um curto tratamento de luz (quebra da noite) aplicado em um período que, em outras circunstâncias, seria indutivo. Na SDP X. strumarium, quebras da

noite por luz vermelha de 620 a 640 nm são as mais eficazes. A reversão do efeito da luz vermelha é máxima a 725 nm. Na SDP Pharbitis nil, cultivada no escuro, a qual é destituída de clorofila e de sua interferência com a absorção da luz, quebras da noite de 660 nm são as mais eficazes. Esse máximo de 660 nm coincide com o máximo de absorção do fitocromo. (Dados para Xanthium de Hendricks e Siegelman, 1967; dados para Pharbitis de Saji et al., 1983.)



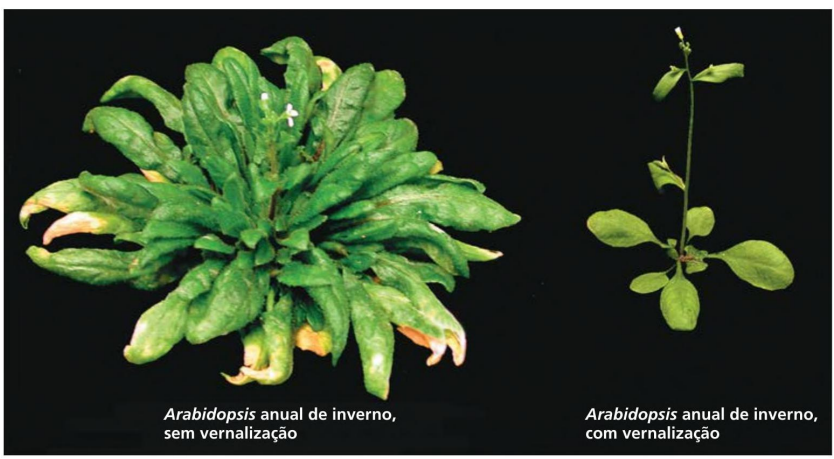
 100 o [=] T Sensibilidade à luz Z ES [e] [o] [o] T | zn| e epepijiqisuas Aumento relativo no número de gemas florais (% do controle) MN [es] T]] 1 Ii 1 12 24 36 48 60 72 Período no qual a luz vermelho-distante foi fornecida (h) Figura 20.13 Efeito da luz vermelho-distante na indução floral em Arabidopsis. Aos tempos indicados durante um período de 72 horas contínuas de luz do dia foram adicionadas 4 horas de luz vermelho-distante. Os pontos no gráfico estão plotados nos centros dos tratamentos de 6 horas. Os dados mostram um ritmo circadiano de sensibilidade à promoção do florescimento pela luz vermelho-distante (linha vermelha). Isso sustenta um modelo no qual o florescimento em LDPs é promovido quando o tratamento de luz (nesse caso, a luz vermelho-distante) coincide com o pico de sensibilidade à luz. (De Deitzer, 1984.) construção gênica, empregando como gene-repórter o da luciferase, mencionado no Tópico 20.7 na internet. Sob luz branca contínua, a luminescência cíclica tem um período de 24,7 horas, mas, sob escuro constante, o período prolonga-se para 30 a 36 horas. A luz vermelha ou a azul, fornecidas individualmente, encurta o período para 25 horas. Para distinguir entre os efeitos de fitocromo e de um fotorreceptor de luz azul, os pesquisadores transformaram mutantes hy1 fitocromo-deficientes. Eles têm síntese anormal de cromóforos e, portanto, são deficientes em todos os fitocromos, com a construção gênica da luciferase para determinar o efeito da mutação no comprimento do período. Sob luz branca contínua, as plantas hy1 tiveram um período similar àquele do tipo selvagem, indicando que pouco ou nenhum fitocromo é exigido para que a luz branca afete o período. Além disso, sob luz vermelha contínua, que seria percebida apenas por phyB, o período de hy1 foi significativamente aumentado (i.e., ele se assemelhou mais às condições de escuro constante), enquanto o período não foi aumentado por luz azul contínua. Esses resultados indicam que tanto o fitocromo quanto o fotorreceptor de luz azul estão envolvidos no controle do período. O papel da luz azul na regulação dos ritmos circadianos e do florescimento também é sustentado por estudos com um mutante de tempo de florescimento de Arabidopsis, elf3 (florescimento precoce 3, early flowering 3) (ver 605 Tópicos 20.7 e 20.8 na internet). A confirmação de que um fotorreceptor de luz azul está envolvido na percepção de

fotoperíodos indutivos em Arabidopsis foi proporcionada experimentalmente, demonstrando que mutações em um dos genes do criptocromo, CRY2 (ver Capítulo 18), provocavam um retardo no florescimento e uma incapacidade de perceber fotoperíodos indutivos. Por outro lado, plantas portando um alelo com ganho de função de CRY? floresceram muito mais cedo do que o tipo selvagem. Além disso, os mutantes duplos cry1 /cry2 floresceram um pouco mais tarde do que cry2 em dias longos, indicando alguma redundância funcional de CRY1 e CRY2 na promoção do tempo de florescimento em Arabidopsis. Além de sua função em sincronizar o relógio circadiano, é provável que os criptocromos, como o phyA, também regulem o florescimento diretamente, estabilizando a proteína CO, permitindo que ela se acumule sob condições de dias longos. Conforme já salientado, a proteína CO atua como um promotor do florescimento em LDPs. Vernalização: promoção do florescimento com o frio A vernalização é o processo pelo qual a repressão do florescimento é atenuada por um tratamento de frio dado a uma semente hidratada (i.e. uma semente que foi embebida em água) ou a uma planta em crescimento (sementes secas não respondem ao tratamento de frio porque a vernalização é um processo metabólico ativo). Sem o tratamento de frio, as plantas que exigem a vernalização mostram retardo no florescimento ou permanecem vegetativas e não são competentes para responder a sinais florais como fotoperíodos indutivos. Em muitos casos, essas plantas crescem como rosetas, sem qualquer alongamento caulinar (Figura 20.14). Nesta seção, são examinadas algumas características da exigência de frio para o florescimento, incluindo a amplitude e a duração das temperaturas indutivas, os sítios de percepção, a relação com o fotoperiodismo e um possível mecanismo molecular. A vernalização resulta em competência para o florescimento no meristema apical do caule As plantas diferem consideravelmente quanto à idade em que se tornam sensíveis à vernalização. As anuais de inverno, como as formas de inverno dos cereais (que são semeadas no outono e florescem no verão seguinte), respondem a baixas temperaturas bastante cedo em seus ciclos de vida. Na verdade, muitas anuais de inverno podem ser vernalizadas antes da germinação (i.e. emergência da radícula a partir da semente) se as sementes tiverem sido embebidas em água e se tornado metabolicamente ativas. Outras plantas, incluindo a maioria das bianuais (que crescem como rosetas durante a primeira estação após

a semeadura e florescem no verão seguinte), precisam atingir um tamanho mínimo antes de se tornarem sensíveis a baixas temperaturas para a vernalização.

Arabidopsis anual de inverno, sem vernalização Figura 20.14 A vernalização induz o florescimento nos tipos anuais de inverno de Arabidopsis thaliana. A planta à esquerda é uma anual de inverno que não foi exposta ao frio. A planta à direita é uma anual de inverno, geneticamente idêntica, que foi exposA amplitude efetiva de temperatura para a vernalização vai de um pouco abaixo da temperatura de congelamento até cerca de 10ºC, com uma faixa ótima entre 1 e 7ºC€. O efeito das temperaturas baixas aumenta com a duração do tratamento de frio até que a resposta seja saturada. 8 100 Vo N EA vs o E cs 80 [4] ES 8o Ko) So o E 60 “uv BE SÊ EE ào 40H VT Cu (o) 58 vu SO 20h E A. E) Vl o ON E: o) 0- L L] > 2 4 6 8 Duração do tratamento de frio (semanas) Figura 20.15 A duração da exposição a baixas temperaturas aumenta a estabilidade do efeito da vernalização. Quanto mais tempo o centeio de inverno (Secale cereale) é exposto a um tratamento de frio, maior é o número de plantas que permanecem vernalizadas quando o tratamento de frio é seguido por um tratamento de desvernalização. Neste experimento, as sementes de centeio, embebidas em água, foram expostas a 5ºC por diferentes períodos e, após, imediatamente submetidas a um tratamento de desvernalização por três dias a 35ºC. (Dados de Purvis e Gregory, 1952.) Arabidopsis anual de inverno, com vernalização ta, como plântula, a 40 dias de temperaturas um pouco acima do congelamento (4ºC). Ela floresceu três semanas após o término do período de frio, com cerca de nove folhas no caule primário. (Cortesia de Colleen Bizzell.) A resposta em geral requer várias semanas de exposição a temperaturas baixas, mas a duração exata varia amplamente conforme a espécie e a variedade. A vernalização pode ser perdida em consequência da exposição a condições de desvernalização, como altas temperaturas (Figura 20.15). Porém, quanto maior for a exposição a baixas temperaturas, mais permanente será o efeito da vernalização. A vernalização parece ocorrer primariamente no meristema apical do caule. O resfriamento localizado causa o florescimento quando apenas o ápice caulinar é resfriado, e esse efeito parece ser bastante independente da temperatura experimentada pelo resto da planta. Ápices caulinares excisados foram vernalizados com sucesso e, onde a vernalização da semente é possível, fragmentos de embrião

consistindo essencialmente no ápice caulinar são sensíveis a baixas temperaturas. Em termos de desenvolvimento, a vernalização resulta na aquisição da competência do meristema para submeter-se à transição floral. No entanto, conforme o que já foi discutido no capítulo, a competência para florescer não assegura que o florescimento vá ocorrer. Uma exigência de vernalização com frequência é atrelada a uma exigência de um fotoperíodo específico. A combinação mais comum é uma exigência de tratamento de frio, seguida por uma exigência de dias longos — uma combinação que leva ao florescimento no começo do verão, nas latitudes altas (ver Tópico 20.9 na internet). A vernalização pode envolver mudanças epigenéticas na expressão gênica Para a vernalização ocorrer, é necessário um metabolismo ativo durante o tratamento de frio. Fontes de energia



 (açúcares) e oxigênio são requeridos; temperaturas abaixo do congelamento que suprimem a atividade metabólica não são eficazes para a vernalização. Além disso, a divisão celular e a replicação do DNA também parecem ser necessárias. Em algumas espécies, a vernalização provoca uma mudança estável na competência do meristema para formar uma inflorescência. Um modelo de como a vernalização afeta estavelmente a competência é que ocorrem mudanças no padrão de expressão gênica no meristema, após o tratamento de frio, que persistem na primavera e durante o resto do ciclo de vida. As mudanças estáveis na expressão gênica que não envolvam alterações na sequência de DNA e que possam ser passadas para as células descendentes por mitose ou meiose são conhecidas como mudanças epigenéticas. Como tal, as mudanças epigenéticas na expressão gênica são estáveis, mesmo depois do sinal (nesse caso, o frio) que as induziu não estar mais presente. Mudanças epigenéticas da expressão gênica ocorrem em muitos organismos, de leveduras a mamíferos, e com frequência exigem divisão celular e duplicação de DNA, como é o caso da vernalização. O envolvimento da regulação epigenética de um gene-alvo específico no processo de vernalização foi confirmado em Arabidopsis, LDP. Em tipos anuais de inverno dessa espécie, que requerem tanto vernalização quanto dias longos para que o florescimento seja acelerado, um gene que atua como repressor do florescimento foi identificado: FLOWERING LOCUS C (FLC). O FLC é fortemente expresso em regiões apicais do caule não vernalizados. Após a vernalização, esse gene é desligado epigeneticamente, pelo resto do ciclo de vida da planta, permitindo que ocorra o florescimento em resposta a dias longos (Figura 20.16). Na próxima geração, no entanto, o gene é Anual de inverno sem frio à E mRNA de FLC Anual de inverno após , 40 dias de frio 607 novamente ligado, restaurando a exigência de frio. Desse modo, em Arabidopsis, o estado de expressão do gene FLC representa um determinante importante da competência dos meristemas. Em Arabidopsis, tem sido mostrado que FLC atua reprimindo diretamente a expressão do sinal floral chave FT nas folhas, assim como os fatores de transcrição SOC1 e FD no meristema apical caulinar. A regulação epigenética de FLC envolve mudanças estáveis na estrutura da cromatina resultante do remodelação da cromatina

(ver Capítulo 2). A vernalização faz a cromatina do gene FLC perder as modificações características da histona da eucromatina (DNA ativo transcricionalmente) e adquirir modificações, como metilação de resíduos específicos de lisina, características da heterocromatina (DNA inativo transcricionalmente). A conversão do FLC induzida pelo frio, de eucromatina em heterocromatina, silencia o gene efetivamente. Uma faixa de rotas de vernalização pode ter evoluído Muitas plantas que requerem vernalização germinam no outono, tirando proveito das condições frescas e úmidas, ótimas para seu crescimento. A necessidade de vernalização dessas plantas assegura que o florescimento não ocorra até a primavera, permitindo que elas sobrevivam vegetativamente no inverno (flores são especialmente sensíveis à geada). Uma planta vernalizando deve não apenas detectar a exposição ao frio, mas também dispor de um mecanismo que mensure a duração dessa exposição. Por exemplo, se uma planta é exposta a um curto período de frio no início do outono, seguido de um retorno a temperaturas mais quentes, é importante que ela não perceba a breve exposição ao frio como inverno e o subsequente clima quente como primavera. Dessa forma, a vernalização ocorre apenas após a exposição a uma duração de frio suficiente para indicar que uma estação completa de inverno passou. Figura 20.16 As plantas com uma exigência de vernalização são bastante atrasadas no florescimento ou não florescem, a menos que passem por um período de frio prolongado. (À esquerda) A vernalização bloqueia a expressão do gene FLOWERING LOCUS C (FLC) em ecótipos anuais de inverno de Arabidopsis que requerem frio. (À direita) Uma planta anual de inverno com uma mutação em FLC exibe florescimento rápido sem tratamento de frio. (Fotos cortesia de R. Amasino.) Anual de inverno sem frio, mas com uma mutação no FLC

 Um sistema similar de medir a duração do frio, antes que as gemas sejam liberadas da dormência, opera em muitas plantas perenes que crescem em climas temperados. O mecanismo que as plantas desenvolveram para medir a duração do frio não é conhecido, mas em Arabidopsis há genes que são induzidos apenas após a exposição a um longo período de frio, e esses genes são cruciais ao processo de vernalização. Essa rota de vernalização aparenta não ser conservada em todas as plantas floríferas. Conforme já discutido, FLC é o repressor do florescimento responsável pela necessidade de vernalização em Arabidopsis. O FLC codifica uma proteína MADS box que é relacionada a proteínas reguladoras discutidas mais adiante no capítulo, como DEFICIENS e AGAMOUS, que estão envolvidas no desenvolvimento floral. Em cereais, um gene que codifica um tipo diferente de proteína, uma proteína contendo dedos-de-zinco, chamada de VRN2 (vernalização 2), atua como repressor do florescimento que cria uma necessidade de vernalização. Parece que os principais grupos de plantas floríferas evoluíram em climas quentes e, por isso, não desenvolveram um mecanismo para medir a duração do inverno. Ao longo do tempo geológico, as regiões da Terra gradualmente desenvolveram um clima temperado, devido à deriva continental e a outros fatores. Membros de muitos grupos de plantas adaptaram-se a esses novos nichos temperados, com o desenvolvimento de respostas como a vernalização e a dormência de gemas, sendo provável que essas respostas tenham evoluído independentemente em diferentes grupos. Sinalização de longa distância envolvida no florescimento Embora a evocação floral ocorra nos meristemas apicais de caules, em plantas fotoperiódicas os fotoperíodos indutivos são percebidos pelas folhas. Isso sugere que um sinal de longo alcance deve ser transmitido a partir das folhas para o ápice, o que tem sido demonstrado experimentalmente por múltiplos experimentos de enxertia em muitas espécies diferentes de plantas. A natureza bioquímica desse sinal confundiu por muito tempo os fisiologistas. O problema foi finalmente resolvido utilizando-se abordagens de genética molecular, e o estímulo floral foi identificado como uma proteína. Nesta seção, são revisados os antecedentes para a descoberta do estímulo floral, conhecido como florígeno, que serve como um sinal de longa distância durante o florescimento. Também

serão descritos vários outros sinais bioquímicos que podem servir como ativadores ou como inibidores do florescimento. Os estudos de enxertia geraram a primeira evidência de um estímulo floral transmissível A produção, em folhas induzidas fotoperiodicamente, de um sinal bioquímico transportado para um tecido-alvo distante (o ápice caulinar), onde estimula uma resposta (florescimento), satisfaz um importante critério para um efeito Figura 20.17 | Demonstração, por enxertia, de um estímulo floral gerado na folha de P. crispa (SDP). (À esquerda) O enxerto de uma folha induzida de uma planta cultivada sob dias curtos em um ramo não induzido fez os ramos axilares produzirem flores. A folha doadora foi aparada para facilitar a enxertia, e as folhas superiores do porta-enxerto foram removidas para promover a translocação no floema do enxerto para os ramos receptores. (À direita) A enxertia de uma folha não induzida de uma planta cultivada sob dias longos resultou na formação de ramos apenas vegetativos. (Cortesia de J. A. D. Zeevaart.) hormonal. Na década de 1930, Mikhail Chailakhyan, trabalhando na Rússia", postulou a existência de um hormônio universal de florescimento, que ele denominou florígeno. A evidência que apoia o florígeno vem, principalmente, de experimentos nos quais plantas receptoras não induzidas foram estimuladas a florescer ao receberem uma folha ou um caule de uma planta doadora, fotoperiodicamente induzida, enxertado nelas. Por exemplo, em P. crispa, SDP, a enxertia de uma folha de uma planta cultivada sob dias curtos indutivos em uma planta cultivada sob dias longos não indutivos provoca o florescimento nesta última (Figura 20.17). Além disso, o estímulo floral parece ser o mesmo em plantas com diferentes exigências fotoperiódicas. Assim, a enxertia de uma folha induzida de Nicotiana sylvestris, LDP, cultivada sob dias longos, no tabaco "Maryland Mammoth", SDP, fez o último florescer sob condições não indutivas (dias longos). As folhas de DNPs também produziram um estímulo floral transmissível por enxertia (Tabela 20.2). Por exemplo, a enxertia de uma única folha de um cultivar de dias neutros de soja, "Agate", no cultivar de dias curtos, "Biloxi", causou *N. de R.T. Nessa época, União Soviética.

 TABELA 20.2 A transmissão do sinal de floração ocorre pela junção na enxertia Plantas doadoras mantidas sob condições indutoras do florescimento Tipo de Helianthus annus DNP em LD Nicotiana tabacum “Delcrest” DNP em SD Nicotiana sylvestris LDP em LD Nicotiana tabacum “Maryland Mammoth” SDP em SD fotoperíodo”?? Planta receptora vegetativa Tipo de induzida a florescer fotoperíodo”?? H. tuberosus SDP em LD N. sylvestris LDP em SD N. tabacum “Maryland SDP em LD Mammoth” N. sylvestris LDP em SD Nota: A transferência bem-sucedida de um sinal indutor de florescimento pela enxertia entre plantas de grupos de respostas fotoperiódicas diferentes demonstra a existência da eficiência de um hormônio floral transmissível. ºLDPs, plantas de dias longos; SDPs, plantas de dias curtos; DNPs, plantas de dias neutros. *LD, dias longos (long days); SD, dias curtos (short days). florescimento em “Biloxi”, mesmo quando o último foi mantido sob dias longos não indutivos. Da mesma forma, uma folha de um cultivar de dias neutros de tabaco (Nicotiana tabacum cv. Trapezond) enxertada em N. sylvestris, LDP, induziu a última a florescer sob dias curtos não indutivos. Estudos de enxertia também mostraram que, em algumas espécies, como Xanthium, SDP, Bryophyllum, SLDP, e Silene, LDP, não só pode ser induzido o florescimento por enxertia, como o estado induzido em si parece ser autopropagável (ver Tópico 20.10 na internet). Em alguns casos, o florescimento foi induzido por enxertos entre gêneros diferentes. X. strumarium, SDP, floresceu sob condições de dias longos, quando um porta-enxerto vegetativo de Xanthium foi enxertado com ramos em flor de Calendula officinalis. Do mesmo modo, a enxertia de um ramo de Petunia hybrida, LDP, em um porta-enxerto do meimendro-negro (Hyoscyamus niger) bianual, que requer frio, fez a última florescer sob dias longos, embora ela não tivesse sido vernalizada (Figura 20.18). Em P. crispa (ver Figura 20.17), o movimento do estímulo floral de uma folha doadora ao porta-enxerto, através da união da enxertia, correlacionou-se fortemente com a translocação de assimilados marcados com ““C do doador; esse movimento dependeu do estabelecimento da continuidade vascular através da união da enxertia. Esses resultados confirmaram estudos anteriores de anelamento, mostrando que o estímulo floral é translocado junto com fotoassimilados no floema. O florígeno é translocado no floema

O estímulo floral fotoperiódico derivado das folhas é translocado via floema para o meristema apical do caule, onde promove a evocação floral. Tratamentos que bloqueiam o transporte no floema, como o anelamento ou a morte localizada pelo calor, bloqueiam o florescimento, pois impedem o movimento do estímulo foral para fora da folha. É possível medir as taxas de movimento do florígeno, através da remoção da folha em momentos diferentes, após a indução, e pela comparação do tempo necessário para o sinal atingir duas gemas localizadas em distâncias diferentes da folha induzida. O raciocínio para esse tipo de medição é que uma quantidade mínima do composto de sinalização alcançou a gema quando o florescimento ocorre, a despeito da remoção da folha. Desse modo, o tempo para que uma quantidade suficiente de sinal deixe a folha pode ser determinado. Além disso, a comparação dos tempos de indução Figura 20.18 Transferência bem-sucedida do estímulo floral entre gêneros diferentes: o enxerto (ramo à direita) é P hibrida, LDP, e o porta-enxerto é meimendro-negro (H. niger) não vernalizado. A combinação enxertada foi mantida sob dias longos. (Cortesia de J. A. D. Zeevaart.)

610 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento para duas gemas diferentemente posicionadas fornece uma medida da taxa do movimento do sinal ao longo do caule. Estudos utilizando esse método demonstraram que a velocidade de movimento do sinal de florescimento é comparável ou pouco mais lenta que a velocidade de translocação de açúcares no floema (ver Capítulo 11). Por exemplo, a exportação do estímulo floral de folhas adultas de Chenopodium, SDP, é completada em 22,5 horas a partir do início do período de noite longa. Em Sinapis, LDP, o movimento do estímulo floral exportado da folha já está completo 16 horas após o início do período de dia longo. Por ser translocado junto com os açúcares no floema, o estímulo floral está sujeito às relações de fonte-dreno. Uma folha induzida posicionada próxima ao ápice do caule tem maior probabilidade de causar florescimento do que uma folha induzida na base do caule, que normalmente nutre as raízes. Da mesma forma, as folhas não induzidas posicionadas entre folhas induzidas e a gema apical tendem a inibir o florescimento por servirem de fontes preferidas para as gemas, impedindo, assim, o estímulo floral da folha induzida mais distal de atingir seu alvo. A identificação do florígeno Experimentos pioneiros de enxertia, do tipo descrito anteriormente, estabeleceram a importância de um sinal de longo alcance, da folha para o meristema apical, para estimular o florescimento. Desde a década de 1930, houve muitas tentativas malsucedidas no sentido de isolar e caracterizar o florígeno. Um avanço importante foi a identificação do FT em Arabidopsis, por meio de triagens genéticas. A proteína de Arabidopsis FLOWERING LOCUS T (FT) é um florígeno De acordo com o modelo de coincidência, o florescimento em LDPs, como Arabidopsis, ocorre quando o gene COS é expresso durante o período de luz. A expressão do gene CO parece atingir o nível mais alto nas células companheiras do floema de folhas e caules. O gene-alvo a jusante de CO, FLOWERING LOCUS T (FT), também é expresso especificamente nas células companheiras. Coerente com a localização de CO no floema, mutantes co com uma resposta fotoperiódica anormal podiam ser resgatados. O resgate é feito mediante expressão de CO especificamente no floema das nervuras menores de folhas maduras, usando uma construção de promotor específica para células companheiras. Ao contrário, a expressão de CO nos meristemas apicais dos mutantes co não restabeleceu a

resposta fotoperiódica. Assim, CO parece atuar especificamente no floema de folhas, para estimular o florescimento em resposta a dias longos. Além disso, o florescimento pode ser induzido no mutante co pela enxertia de ramos transgênicos que expressam CO no floema de suas folhas. Essa observação sugere que a expressão de CO origina um estímulo floral transmissível via enxertia que pode provocar o florescimento no meristema apical. A sinalização da atividade de CO é mediada pela expressão de FT. Em Arabidopsis, a expressão de CO durante dias longos resulta em aumento do mRNA de FT. No entanto, ao contrário de CO, FT estimula o florescimento quando expresso nas células companheiras ou no meristema apical. Bioquimicamente, FT é uma proteína globular pequena relacionada com uma família de proteínas reguladoras, conservadas entre leveduras em crescimento e vertebrados. A expressão do gene FT (ou dos seus similares, como Hd3a no arroz, discutido anteriormente) é induzida em uma gama de espécies durante seus fotoperíodos indutivos de florescimento. Quando o gene FT é introduzido em uma gama de espécies vegetais cujo florescimento não é influenciado pelo fotoperíodo, ele ocasiona um florescimento independente do fotoperíodo. Além disso, a proteína FT pode mover-se das folhas para o meristema apical e, então, exibir todas as propriedades esperadas do florígeno. De acordo com o modelo atual, a proteína FT move-se via floema, da folha ao meristema, sob fotoperíodos indutivos. Há duas etapas críticas nesse processo: a exportação da FT das células companheiras aos elementos de tubo crivado e a ativação dos genes-alvo FT' no ápice caulinar, que desencadeia o desenvolvimento floral. O retículo endoplasmático (RE) é uma das rotas principais para o transporte de proteínas das células companheiras aos elementos de tubo crivado. A proteína localizada no RE, FT INTERACTING PROTEINI (FTIP1), é necessária para o movimento da FT na corrente de translocação do floema, que a leva para o meristema (Figura 20.19). Uma vez no meristema floral, a proteína FT entra no núcleo e forma um complexo com FLOWERING D (FD), um fator de transcrição do tipo zíper de leucina básica (bZIP), expresso no meristema. O complexo de FT e FD, então, ativa os genes de identidade floral, como o APETALAI (AP). Em Arabidopsis, esses eventos colocam em movimento circuitos de retroalimentação positiva que mantêm o meristema em estado de florescimento. Após ser ativada pela proteína FT, a FD desencadeia a expressão de SOCI e AP1. Ambos os genes-alvo

ativam LEAFY (LFY,; gene de identidade floral que será discutido mais adiante neste capítulo); LFY ativa diretamente a expressão de AP1 e FD, formando dois circuitos de retroalimentação positiva (ver Figura 20.19). Devido à ação desses circuitos de retroalimentação positiva, a iniciação da floração em Arabidopsis é irreversível. No entanto, os meristemas de algumas espécies não possuem esses circuitos de retroalimentação positiva e, como consequência, revertem a produção de folhas na ausência de um fotoperíodo indutivo contínuo. Giberelinas e etileno podem induzir o florescimento Entre os hormônios de crescimento que ocorrem naturalmente, as giberelinas (GAs) (ver Capítulo 15) podem ter uma forte influência no florescimento (ver Tópico 20.11 na internet). A GA exógena pode evocar o florescimento

Capítulo 20 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral Meristema da Giberelina de folhas Temperatura baixa inflorescência Meristema floral e Gen florais Primórdio foliar 1. O mRNA de FT é expresso nas células companheiras das nervuras foliares em resposta a múltiplos sinais, incluindo o comprimento do dia, a qualidade da luz e a temperatura. 2. FTIP1 medeia o transporte do FT através de uma rede contínua no RE entre as células companheiras e os elementos de tubo crivado. 3. FT move-se no floema das folhas para o meristema apical. 4. FT é descarregado do floema no meristema e interage com FD. 5. O complexo FT-FD ativa SOC1 no meristema da inflorescência e AP1 no meristema floral, o qual desencadeia a expressão de LFY. 6. LFY e AP7 desencadeiam a expressão dos genes homeóticos florais. As rotas autônomas e de vernalização regulam negativamente o FLC, o qual age como um regulador negativo de SOC1 no meristema e como um regulador negativo de FT nas folhas. Figura 20.19 Múltiplos fatores regulam o florescimento em Arabidopsis. As setas vermelhas indicam a direção do transporte de FT. RE, retículo endoplasmático; SER, retículo do elemento crivado. (De Liu et al., 2013.) homeóticos proteína » h SER—. 7 | Sacarose Meristema, floral Célula companheira «a Complexo célula companheira- o -elemento ad crivado dá Xilema Nervura foliar (visão transversal)

 quando aplicada em LDPs em roseta, como Arabidopsis, ou em plantas de duração de dia duplo, como Bryophyllum, quando cultivadas sob dias curtos. As GAs parecem promover o florescimento em Arabidopsis, pela ativação da expressão do gene LEAFY. A ativação de LFY por GA é mediada pelo fator de transcrição GA-MYB, que é regulado negativamente pelas proteínas DELLA (ver Capítulo 18). Além disso, os níveis de GA-MYB também são modulados por um micro-RNA que promove a degradação do transcrito de GA-MYB (ver Capítulo 18). GAs aplicadas exogenamente também podem evocar o florescimento em algumas SDPs sob condições não indutivas e em plantas que exigem frio e que não foram vernalizadas. Conforme discussão anterior, pela adição de GAs, a formação de cones também pode ser promovida em plantas juvenis de várias famílias de gimnospermas. Desse modo, em algumas plantas, GAs exógenas podem substituir o gatilho da idade no florescimento autônomo, assim como os sinais ambientais primários de comprimento do dia e temperatura. Conforme discussão no Capítulo 18, as plantas contêm muitos compostos do tipo GA. Esses compostos, na maioria, são precursores ou metabólitos inativos de formas ativas de GA. Nas plantas, o metabolismo de GA é fortemente afetado pelo comprimento do dia. Por exemplo, no espinafre (Spinacia oleracea, LDP), os níveis de GAs são relativamente baixos sob dias curtos, e as plantas mantêm a forma de roseta. Depois que as plantas são transferidas para dias longos, os níveis de todas as GAs da rota 13-hidroxilada (GAs, — GAy — GA — GA — GA; ver Apêndice 3 na internet) aumentam. No entanto, o aumento de cinco vezes na GA fisiologicamente ativa, GA,, é que causa o alongamento pronunciado do caule que acompanha o florescimento. Além das GAs, outros hormônios de crescimento podem inibir ou promover o florescimento. Um exemplo comercialmente importante é a notável promoção do florescimento no abacaxi (Ananas comosus) pelo etileno ou compostos liberadores de etileno — uma resposta que parece ser restrita a membros da família do abacaxi (Bromeliaceae). A transição para o florescimento envolve múltiplos fatores e rotas Torna-se evidente que a transição para o florescimento envolve um sistema complexo de fatores que interagem. São necessários sinais transmissíveis gerados na folha para a determinação do ápice

caulinar, tanto em espécies reguladas autonomamente quanto nas fotoperiódicas. Estudos genéticos estabeleceram que há quatro rotas de desenvolvimento distintas que controlam o florescimento em Arabidopsis, LDP, (ver Figura 20.19): e A rota fotoperiódica começa na folha e envolve fitocromos e criptocromos. (Observe que phyA e phyB têm efeitos contrastantes sobre o florescimento; ver Tópico 20.6 na internet.) Em LDPs, sob condições de dias longos, a interação desses fotorreceptores com um relógio circadiano inicia uma rota que resulta na expressão de CO nas células companheiras do floema da folha. CO ativa a expressão de seu gene-alvo a jusante, FT, no floema. A proteína FT ("florígeno") move-se nos elementos de tubo crivado e é translocada para o meristema apical, onde estimula o florescimento. Conforme mostrado na ampliação do meristema na Figura 20.19, a proteína FT forma um complexo com o fator de transcrição FD. O complexo FD-FT, então, ativa genes-alvo a jusante, como SOCI, API e LFY, os quais ligam genes homeóticos florais nos flancos do meristema da inflorescência. e No arroz, SDP, o homólogo CO Hd1 atua como um inibidor do florescimento. Durante condições indutivas de dias curtos, no entanto, a proteína Hd1 não é produzida. A ausência de Hd1 estimula a expressão do gene Hd3a nas células companheiras (floema) (Hd3a é correspondente a FT). A proteína Hd3a é, então, translocada via tubos crivados para o meristema apical, onde se acredita que estimule o florescimento por meio de uma rota similar àquela em Arabidopsis. e Nas rotas autônoma e de vernalização, o florescimento ocorre em resposta a sinais internos — a produção de um número fixo de folhas — ou a baixas temperaturas. Na rota autônoma de Arabidopsis, todos os genes associados à rota são expressos no meristema. A rota autônoma atua reduzindo a expressão do gene repressor do florescimento FLC, um inibidor da expressão de SOC1. A vernalização também reprime o FLC, mas talvez por um mecanismo diferente (um interruptor epigenético). Como o gene FLC é um alvo em comum, as rotas autônoma e de vernalização são agrupadas. º Arota da GA é necessária para o florescimento precoce ou para o florescimento sob dias curtos não indutivos. Essa rota envolve GA-MYB como um intermediário, o qual promove o LFY, a GA também pode interagir com SOCI1 por meio de uma rota separada. Todas as quatro rotas convergem, aumentando a expressão dos reguladores-chave florais: FT, no feixe vascular, e SOCI, LFY e AP1, no meristema (ver Figura 20.19).

Como será visto adiante neste capítulo, a expressão de genes como SOCI, LFY e AP1, por sua vez, ativa genes a jusante, como AP3, PISTILLATA (PI) e AGAMOUS (AG), necessários para o desenvolvimento de órgãos florais. Meristemas florais e desenvolvimento de órgãos florais Uma vez que tenha acontecido a evocação floral, o trabalho de construir flores inicia. As formas das flores são extremamente diversas, refletindo adaptações para proteger gametófitos em desenvolvimento, atrair polinizadores, promover autopolinização ou polinização cruzada e produzir e dispersar frutos e sementes. Apesar dessa di

Capítulo 20 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral (A) Inflorescência primária pa Ipnorecençia) secundária versidade, estudos moleculares e genéticos identificaram uma rede de genes que controlam a morfogênese floral em flores tão diferentes quanto as Arabidopsis e boca-de-leão (Antirrhinum majus). Variações nessa rede reguladora também parecem ser responsáveis pela morfogênese floral em outras espécies. Nesta seção, é abordado o desenvolvimento floral em Arabidopsis, que tem sido estudado amplamente. De início, são delineadas as alterações morfológicas básicas que ocorrem durante a transição da fase vegetativa para a reprodutiva. Em seguida, será considerado o arranjo dos órgãos florais em quatro verticilos no meristema, assim como os tipos de genes que governam o padrão normal de desenvolvimento floral. Em Arabidopsis, o meristema apical do caule muda com o desenvolvimento Os meristemas florais geralmente podem ser distinguidos dos meristemas vegetativos por seus tamanhos maiores. No meristema vegetativo, as células da zona central completam seus ciclos de divisão lentamente. A transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo é marcada por um aumento na frequência de divisões celulares dentro da zona central do meristema apical do caule (ver Capítulo 17). O aumento do tamanho do meristema é consideravelmente um resultado do aumento da taxa de divisões dessas células centrais. Durante a fase de crescimento vegetativo, o meristema apical de Arabidopsis produz folhas em nós muito próximos (entrenós são muito curtos), resultando em uma roseta de folhas basais (Figura 20.20). Quando o desenvolvimento reprodutivo é iniciado, o meristema vegetativo é transformado em meristema primário da inflorescência, que produz uma inflorescência alongada gerando dois tipos de órgãos laterais: folhas e flores derivadas do caule. As gemas 613 (B) Figura 20.20 (A) O meristema apical caulinar em Arabidopsis thaliana gera diferentes órgãos em diferentes estágios de desenvolvimento. No começo do desenvolvimento, o meristema apical do caule forma uma roseta de folhas basais. Quando a planta faz a transição para o florescimento, o meristema apical do caule é transformado em um meristema da inflorescência primária que, essencialmente, produz um caule alongado contendo flores. Os primórdios foliares, iniciados antes da transição floral, desenvolvem-se sobre o caule (profilos), e inflorescências

secundárias desenvolvem-se nas axilas dessas folhas emitidas pelo caule. (B) Fotografia de uma planta florífera de Arabidopsis. (Cortesia de Richard Amasino.) axilares das folhas desenvolvem-se em meristemas secundários da inflorescência, e sua atividade repete o padrão de desenvolvimento do meristema primário da inflorescência. O meristema da inflorescência de Arabidopsis tem o potencial para crescer indefinidamente e, portanto, exibe crescimento indeterminado. As flores surgem a partir dos meristemas florais que se formam nos flancos do meristema da inflorescência (Figura 20.21). Ao contrário do meristema da inflorescência, o meristema floral é determinado. Os quatro tipos diferentes de órgãos florais são iniciados como verticilos separados Os meristemas florais iniciam quatro tipos diferentes de órgãos florais: sépalas, pétalas, estames e carpelos. Esses conjuntos de órgãos são iniciados em anéis concêntricos denominados verticilos, ao redor dos flancos do meristema (Figura 20.22). O início dos órgãos mais internos, os carpelos, consome todas as células meristemáticas no domo apical, sendo que apenas os primórdios dos órgãos florais (regiões localizadas de células em divisão) estão presentes à medida que a gema floral se desenvolve. Em Arabidopsis, os verticilos estão organizados como a seguir: * O primeiro verticilo (mais externo) consiste em quatro sépalas, que são verdes quando maduras. * O segundo é composto de quatro pétalas, que são brancas quando maduras. * O terceiro contém seis estames (as estruturas reprodutivas masculinas), dois dos quais são mais curtos do que os outros quatro. * O quarto verticilo (mais interno) é um único órgão complexo, o gineceu ou pistilo (a estrutura reprodutiva feminina), que é composto de um ovário com dois carpelos fusionados, cada um contendo numerosos rudimentos seminais (óvulos), e um estilete curto terminando no estigma.

614 Crescimento e Desenvolvimento Unidade Ill Meristema da inflorescência Meristemas florais Figura 20.21 Cortes longitudinais da região apical vegetativa (A) e reprodutiva (B) do caule de Arabidopsis. (Cortesia de V. Grbic e M. Nelson.) (A) Corte longitudinal de uma flor em desenvolvimento (B) Corte transversal de uma flor em desenvolvimento, mostrando os Duas categorias principais de genes regulam o desenvolvimento floral Os estudos de mutações possibilitaram a identificação de duas classes principais de genes que regulam o desenvolvimento floral: genes de identidade de meristemas e genes de identidade de órgãos florais. 1. Genes de identidade de meristema florais codificam fatores transcricionais que são necessários para o início da indução dos genes de identidade de órgãos florais. Eles são os reguladores positivos da identidade de órgãos florais no meristema floral em desenvolvimento. 2. Genes de identidade de órgãos florais controlam diretamente a identidade de órgãos florais. As proteínas codificadas por esses genes são fatores transcricionais que interagem com outros cofatores proteicos, visando controlar a expressão de genes a jusante, cujos produtos estão envolvidos na formação ou na função de órgãos florais. Enquanto certos genes se ajustam claramente dentro dessas categorias, é importante ter em mente que o desenvolvimento floral envolve redes de genes complexas e não lineares. Nessas redes, frequentemente, genes individuais desempenham muitos papéis. Por exemplo, a evolução recrutou o mesmo fator de transcrição, APETALA?, para primeiro regular a identidade do meristema floral e, após, a identidade do órgão floral (Tabela 20.3). Genes de identidade de meristemas florais regulam a função do meristema Genes de identidade de meristemas florais devem estar ativos para que os primórdios imaturos formados nos flancos do meristema apical caulinar ou meristema da inflorescência se tornem meristemas florais. (Lembre-se que um meristema apical que está formando meristemas em seus flancos é conhecido como meristema da inflo(C) Diagrama esquemático dos campos de desenvolvimento verticilos florais Figura 20.22 Órgãos florais são iniciados sequencialmente pelo meristema floral de Arabidopsis. (A e B) Os órgãos florais são produzidos como verticilos sucessivos (círculos concêntricos), iniciando com as sépalas e progredindo para o interior. (C) De acordo com o Go tr 1: sépalas E Ne 2: pétalas Dj 3: estames -— /

Verticilo 4: carpelos modelo combinatório, as funções de cada verticilo são determinadas por três campos de desenvolvimento sobrepostos. Esses campos correspondem ao padrão de expressão de genes específicos de identidade de órgãos florais. (De Bewley et al., 2000.)

TABELA 20.3 Genes que regulam o florescimento Família do fator Gene transcricional Funções CONSTANS (CO) Dedos-de-zinco Ativa o florescimento em resposta a fotoperíodos longos FLOWERING D (FD) bZIP Receptor do florígeno, ativa o florescimento via AP1 SUPPRESSOR OF MADS Ativa o florescimento a OVEREXPRESSION OF jusante do florígeno CONSTANST (SOCT) PHYTOCHROME bHLH Ativa o florígeno em INTERACTING resposta a altas FACTORA4 (PIF4) temperaturas FLOWERING LOCUS C MADS Repressor floral SHORT VEGETATIVE MADS Reprime o florescimento PHASE (SVP) sob baixas temperaturas FLOWERING LOCUS M MADS Reprime o florescimento (FLM) LEAFY (LFY) LEY Gene de identidade do meristema floral APETALAI (AP1) MADS Gene homeótico da Classe A, identidade do meristema APETALA?2 (AP2) AP2/EREBP Gene homeótico da Classe A, identidade do meristema PISTILLATA (PI) MADS Gene homeótico da Classe B AGAMOUS (AG) MADS Gene homeótico da Classe C SEPALLATA (SEP) 1, 2, MADS Gene homeótico da 3,4 Classe E CAULIFLOWER (CAL) MADS Identidade do meristema FRUITFULL (FUL) MADS Identidade do meristema floral Domínios de expressão Nas folhas sob fotoperíodos longos No ápice caulinar Folhas e ápice Folhas e ápice Folhas e ápice Folhas e ápice Folhas e ápice Ápice caulinar Meristemas florais, vertícilo 1 Meristemas florais, verticilo 1 Verticilos 2 e 3 Verticilos 3 e 4 Verticilos 1 a 4 Meristema floral Meristema floral e folhas caulinares Capítulo 20 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral 615 Ortólogos AtCO (batata); Hd1 (arroz) OsFD1 (arroz) RLF (arroz); FLORICAULA (Antirrhinum) SQUAMOSA (Antirrhinum); ZAP1, GLOSSY15 (milho [Zea mays)) BRANCHED FLORETLESS1 (milho) GLOBOSA (Antirrhinum) PLENA e FARINELLI (Antirrhinum); ZAG1 e ZMM2 (milho) DEFH49, DEFH200, DEFH/2, AmSEP3B (Antirrhinum); ZMM3, 8,14 (milho) rescência; ver Figura 20.21.) Por exemplo, mutantes de boca-de-leão (Antirrhinum) que têm um defeito no gene de identidade de meristema floral FLOÓRICAULA (FLO) desenvolvem uma inflorescência que não produz flores. Em vez do desenvolvimento de meristemas florais nas axilas das brácteas, os mutantes flo desenvolvem nesses locais meristemas de inflorescência adicionais. Desse modo, o gene tipo selvagem FLO controla a etapa que determina o estabelecimento da identidade do meristema floral. Em

Arabidopsis, LFY, FD, SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANSI (SOC1) e API estão entre os genes críticos na rota genética que deve ser ativada para estabelecer a identidade do meristema floral (ver Tabela 20.3). O LFY é, em Arabidopsis, a versão do gene FLO de Antirrhinum. Como visto anteriormente neste capítulo, LFY, FD e SOC1 desempenham papéis centrais na evocação floral mediante integração de sinais de várias rotas diferentes envolvendo tanto sinais ambientais quanto internos. Mutantes

616 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento (A) (B) (Cc) Es = É, (AB co V€PD) (EDD SEE ga TONER? Tipo selvagem apetala2-2 pistillata? duplos Ify e fd não conseguem formar flores, enfatizando os papéis de LFY e FD como genes de identidade de meristemas florais que servem como reguladores principais para o início do desenvolvimento floral. As mutações homeóticas levaram à identificação dos genes de identidade de órgãos florais Os genes que determinam a identidade dos órgãos florais foram descobertos como mutantes homeóticos florais. Mutações na mosca-da-fruta (Drosophila) levaram à identificação de um conjunto de genes homeóticos codificadores de fatores de transcrição, que determinam os locais em que estruturas específicas se desenvolvem. Genes homeóticos atuam como importantes controladores do desenvolvimento, que ativam todo o programa genético para determinada estrutura. Assim, a expressão dos genes homeóticos confere identidade aos órgãos. Os genes de identidade de órgãos florais foram identificados pela primeira vez como mutações homeóticas em genes únicos que alteravam a identidade do órgão floral, causando o aparecimento de alguns órgãos florais em lo(D) Figura 20.23 As mutações nos genes de identidade de órgãos florais alteram drasticamente a estrutura da flor. (A) O tipo selvagem de Arabidopsis mostra uma estrutura normal em todos os quatro componentes florais. (B) Mutantes apetala2-2 não possuem sépalas e pétalas. (C) Mutantes pistillata? não possuem pétalas e estames. (D) Mutantes agamous1 não possuem estames e carpelos. (Fotos de Meyerowitz et al., 2002; cortesia de J. L. Riechmann.) agamous1 cais errados. Inicialmente, foram identificados cinco genes-chave em Arabidopsis que especificam a identidade de órgãos florais: AP1, APETALA2 (AP2), APETALAS (AP3), Pl e AG. Mutações nesses genes alteraram bastante a estrutura e, portanto, a identidade dos órgãos florais produzidos em dois verticilos adjacentes (Figura 20.23). Por exemplo, plantas com a mutação ap2 não tinham sépalas e pétalas (ver Figura 20.23B). Plantas com a mutação ap3 ou pi produziam sépalas em vez de pétalas no segundo verticilo, e carpelos em vez de estames no terceiro verticilo (ver Figura 20.230). As plantas homozigotas para a mutação ag não possuíam estames e carpelos (ver Figura 20.23D). Uma vez que mutações nesses genes mudam a identidade dos órgãos florais sem afetar a iniciação das flores, eles são, por definição, genes homeóticos. O

papel dos genes de identidade de órgãos no desenvolvimento floral é ilustrado de forma marcante por experimentos nos quais duas ou três atividades são eliminadas por mutações de perda de função. Em mutantes quádruplos de Arabidopsis (apl, ap?, ap3/pi e ag), os meristemas florais não produzem mais órgãos florais, porém produzem estruturas similares a folhas; esses órgãos similares a folhas são produzidos com uma filotaxia verticilada típica de flores normais (Figura 20.24). Esse resultado experimental demonstra que as folhas são “o estado basal” dos órgãos produzidos pelos meristemas caulinares, e que as atividades de genes adicionais tais como AP1 e AP2 são requeridas para converter os órgãos do “estado basal” similares a folhas em pétalas, sépalas, estames e pistilos. Esse experimento sustenta a ideia do poeta e naturalista alemão Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), que especulou que os órgãos florais são folhas altamente modificadas. Figura 20.24 Um mutante quádruplo de Arabidopsis (ap1, ap2, ap3/pi, ag) produz estruturas similares a folhas no lugar dos órgãos florais. (Cortesia de John Bowman.)

Capítulo 20 Figura 20.25 | Interpretação dos fenótipos de mutantes florais homeóticos com base no modelo ABC. (A) Todas as três classes de atividade são funcionais no tipo selvagem. (B) A perda da atividade da Classe C resulta na expansão da atividade da Classe A ao longo do meristema floral. (C) A perda da atividade da Classe A resulta na expansão da atividade da Classe C ao longo do meristema. (D) A perda da atividade da Classe B resulta na expressão das atividades das Classes A e € somente. 617 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral (A) Tipo selvagem RT O modelo ABC explica parcialmente a determinação da identidade do órgão floral Os cinco genes de identidade dos órgãos flo(FEESN + N = 4 v/ Genes A C Estrutura Sépala Pétala Estame Carpelo (B) Perda da atividade da Classe € Verticilo | 2 | 3) |) Ê Genes A Estrutura Sépala Pétala Pétala Sépala rais descritos anteriormente enquadram-se em três classes — A, Be C-, definindo três diferentes tipos de atividades codificadas por três tipos distintos de genes (Figura 20.25): * A atividade da Classe A, codificada por am AP1 e AP2, controla a identidade dos órgãos no primeiro e no segundo verticilos. A perda da atividade da Classe A resulta na formação de carpelos, em vez de sépalas, no primeiro verticilo, e de estames, em vez de pétalas, no segundo. A atividade da Classe B, codificada por AP3 e PL controla a determinação dos órgãos no segundo e no terceiro verticilo. A perda da atividade da Classe B resulta na formação de sépalas, em vez de pétalas, no segundo verticilo, e de carpelos, em vez de estames, no terceiro. A atividade da Classe C, codificada pelo AG, controla eventos no terceiro e no quarto verticilos. A perda da atividade da Classe C resulta na formação de pétalas, em vez de estames, no terceiro verticilo. Além disso, na ausência da atividade da Classe €C, o quarto verticilo (normalmente um carpelo) é substituído por uma flor nova. Como consequência, o quarto verticilo de uma flor mutante ag é ocupado por sépalas. O meristema floral não é mais determinado. Flores continuam a se formar dentro de flores, e o padrão dos órgãos (de fora para dentro) é: sépala, pétala, pétala; sépala, pétala, pétala; e assim por diante. A ç” («e “ O modelo ABC explica muitas observações em duas espécies de eudicotiledôneas distantemente relacionadas (boca-de-leão e Arabidopsis) e promove uma compreensão de como relativamente poucos reguladores-chave podem, de modo combinado, gerar um resultado complexo. O

modelo ABC postula que a identidade dos órgãos em cada um dos verticilos é determinada por uma combinação única io O io RS (C) Perda da atividade da Classe A 9 2) Genes c = Estrutura Carpelo Estame Estame Carpelo (D) Perda da atividade da Classe B (o SN Verticilo Genes a, A | c Estrutura Sépala Sépala Carpelo Carpelo das atividades dos três genes de identidade de órgãos (ver Figura 20.25): e À atividade da Classe A isoladamente determina sépalas. * As atividades das Classes A e B são necessárias para a formação de pétalas. e As atividades das Classes B e C formam estames. e A atividade da Classe C isoladamente determina carpelos. O modelo a seguir propõe que as atividades das Classes Ae C reprimem uma a outra; isto é, ambas as classes de genes A e € se excluem mutuamente de seus domínios de expressão, somado às suas funções na determinação da identidade do órgão. Embora os padrões da formação do órgão em flores do tipo selvagem e na maioria dos mutantes sejam preditos por

618 Unidade Ill *s Crescimento e Desenvolvimento (A) (B) pe Figura 20.26 Modelo ABCE para o desenvolvimento floral. (A) Nos mutantes sepallatal-4, todos os órgãos florais asseDT SN (O) Verticilo 1 | > HE melham-se a folhas vegetativas, sugerindo E) que os genes SEP são necessários para a agi ; B ! identidade do meristema floral. (B) ModeClasse da Ii lo ABCE para o desenvolvimento do órgão sepallata1-4 atividade A É floral em que SEPs atuam como genes da Classe E necessários para a identidade dos la Sépala Pétala 1 Estame | Carpelo órgãos florais. (De Krizek e Fletcher, 2005.) esse modelo, nem todas as observações podem ser explicadas pelos genes ABC sozinhos. Por exemplo, a expressão dos genes ABC pela planta não transforma folhas vegetativas em órgãos florais. Assim, os genes ABC, ainda que necessários, não são suficientes para impor a identidade do órgão floral sobre o programa de desenvolvimento da folha. Como será discutido a seguir, fatores de transcrição codificados pelos genes de identidade de meristemas são também necessários para a formação de pétalas, estames e carpelos. Os genes da Classe E de Arabidopsis são necessários para as atividades dos genes A, Be C Depois que os genes A, Be C foram identificados, outra classe de genes homeóticos, a Classe E, foi descoberta. Mutações em três dos outros genes identificados na triagem de mutantes para mutantes homeóticos florais, AGAMOUS-LIKE1-3 (AGL1-3), produziram somente fenótipos aberrantes, quando eles foram mutados individualmente. Entretanto, as flores dos mutantes triplos agl1/ agl2/agl3 consistiam de estruturas semelhantes a sépalas somente, sugerindo que os fenótipos aberrantes observados anteriormente nos três genes AGL mutados individualmente eram devidos à redundância funcional. Por causa do fenótipo rico em sépalas do mutante triplo, os três genes AGL foram renomeados para SEPALLATA1-3 (SEP1-3) e foram adicionados ao modelo ABC como genes da Classe E (Figura 20.26). (Os genes da Classe D são necessários para a formação do rudimento seminal e são descritos a seguir.) (A) (B) Cotilédone to Folha da roseta Outro gene SEPALLATA, SEP4, é necessário de modo redundante com os outros três genes SEP para conferir a identidade da sépala, contribuindo para o desenvolvimento dos outros três tipos de órgãos. Mutantes quádruplos sep mostram uma conversão de todos os quatro órgãos florais em estruturas similares a folhas, semelhante ao mutante

quádruplo ap1, ap2, ap3/pi, e ag (ver Figuras 20.24 e 20.26). Notavelmente, expressando-se os genes da Classe E em combinação com os genes das Classes A e B, é possível converter folhas cotiledonares e vegetativas em pétalas (Figura 20.27). O modelo ABCE foi formulado com base em experimentos genéticos em Arabidopsis e Antirrhinum. Flores de diferentes espécies desenvolveram estruturas diversas modificando as redes reguladoras descritas pelo modelo ABCE (ver Tópico 20.12 na internet). De acordo com o Modelo Quaternário, a identidade do órgão floral é regulada por complexos tetraméricos das proteínas ABCE Todos os genes homeóticos identificados até então, em plantas e animais, codificam fatores de transcrição. Entretanto, ao contrário dos genes homeóticos em animais, que contêm sequências homeobox, a maioria dos genes homeóticos em plantas pertence a uma classe de sequências relacionadas conhecidas como genes MADS box. O acrônimo MADS é baseado em quatro membros fundadores (MCM1, AGAMOUS, DEFICIENS e SRF) de uma grande família gênica. Muitos dos genes que determinam a identidade de órgãos florais são genes MADS box, incluindo o gene DEFICIENS de boca-de-leão e os genes AG, Pl e AP3 de Arabidopsis (ver Tabela 20.3). Os genes MADS box compartilham uma sequência nucleotídica característica e conservada, conhecida como MADS box, que codifica uma estrutura proteica conhecida como domínio MADS (Figura 20.284). Adjacente ao domínio MADS está uma região intermediária seguida por um domínio K, que é Figura 20.27 Conversão de cotilédones e folhas vegetativas em pétalas pela expressão ectópica de genes da Classe E, combinados com os genes das Classes A e B. Plantas de Arabidopsis superexpressando transgenes SEP3/AP1/AP3/PI (A) ou APT/AP3/PI/SEP2/ SEP3 (B). (De Pelaz et al., 2001.)

Capítulo 20 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral (A) Região Domínio carbóxiintermediária (1) “terminal não Domínio Domínio conservado (C) MADS box (MADS) super-hélice (K) a J Y Interações proteína-proteína uma região supertorcida primariamente envolvida em interações proteína-proteína. Os fatores de transcrição MADS box formam tetrâmeros que se ligam a sequências CC(A/T);GG-box, os chamados motivos CArG-box, nas regiões reguladoras de seus genes-alvo. Quando os tetrâmeros se ligam a dois motivos CArG-box diferentes no mesmo gene-alvo, os motivos são aproximados, causando uma curvatura no DNA (Figura 20.28B). Nem todos os genes homeóticos são genes MADS box, e nem todos os genes contendo os domínios MADS box são genes homeóticos. Por exemplo, o gene homeótico AP2 é um membro da família AP2/ERF (elementos responsivos ao etileno) de fatores de transcrição, e o gene de identidade do meristema floral SOC1 é um gene MADS box. Para uma compreensão mais mecanística do modelo ABCE, um modelo de interação bioquímica, denominado Modelo Quaternário, foi proposto (Figura 20.29). No “TE - mn Genes de I | | 1 identidade Il APETALAS/PISTILLATA de órgãos < ! de florais APETALAI e 2 — | AGAMOUS Genes de identidade de meristemas florais Pétala Estame Carpelo Sépala Estrutura floral de Arabidopsis ! L 1 I 1 I 1 1 1 1 I] I 1 t Modelo quaternário de interação proteica 619 Figura 20.28 Modelo da interação dos domínios MADS box com os genes-alvo. (A) Estrutura dos domínios dos fatores de transcrição MADS box. (B) Tetrâmeros dos fatores de transcrição MADS box ligam-se a um par de motivos CArG-box nas regiões reguladoras de seus genes-alvo, ocasionando encurvamento do DNA, o qual pode tanto ativar quanto reprimir os genes-alvo. Modelo Quaternário, tetrâmeros de combinações dos genes ABCE ligam-se diretamente ao DNA e determinam órgãos florais. O modelo baseia-se na observação de que os genes MADS box dimerizam, e dois dímeros unem-se formando um tetrâmero. Existe a hipótese de que esses tetrâmeros se liguem aos motivos CArG-box nos genes-alvo e modifiquem sua expressão (ver Figura 20.28B). Embora todas as proteínas MADS box possam formar complexos de ordem maior, nem todos eles são capazes de se ligar ao DNA. Por exemplo, fatores da Classe B (AP3 e PI) ligam-se ao DNA somente como heterodímeros, ao passo que ambos homodímeros e heterodímeros das Classes A, Ce E podem se

ligar ao DNA. De acordo com o modelo, tetrâmeros compostos de diferentes homodímeros e heterodímeros de proteínas com domínio MADS podem exercer controle combinatório sobre a identidade do órgão floral. Por exemplo, o heterodímero AP3-PI interage diretamente com AP1 e SEP3, para promover a formação da pétala, e indiretamente com AG com o auxílio de SEP3 atuando como um arcabouço. Em geral, as proteínas SEP parecem atuar como cofatores que promovem a atividade específica dos genes ABC nas flores pela formação de complexos de seus produtos. Os genes da Classe D são necessários para a formação do óvulo De acordo com o modelo ABCE, a formação do carpelo necessita das atividades dos genes das Classes C e E. Entretanto, parece que um terceiro grupo de genes MADS Figura 20.29 Modelo quaternário da especificação do órgão floral em Arabidopsis. No verticilo 1, a expressão dos genes das Classes A (AP1 e AP2) e E (SEP) resulta na formação de sépalas. No verticilo 2, a expressão dos genes das Classes A (AP1, AP2), B (AP3, PI) e E (SEP) resulta na formação de pétalas. No verticilo 3, a expressão dos genes das Classes B (AP3, PI), C (AG) e E (SEP) causa a formação de estames. No verticilo 4, os genes das Classes C (AG) e E (SEP) especificam carpelos. Além disso, a atividade da Classe A (AP1 e AP2) reprime a atividade da Classe C (AG) nos verticilos 1 e 2, enquanto a atividade da Classe C reprime a atividade da Classe A nos verticilos 3 e 4. De acordo com o Modelo Quaternário, a identidade de cada um dos órgãos florais é determinada por quatro combinações das proteínas homeóticas florais conhecidas como proteínas MADS box. Dois dímeros de cada tetrâmero reconhecem dois sítios diferentes no DNA (denominados CArG-boxes, mostrados aqui em amarelo) na mesma fita do DNA, os quais são levados à proximidade pela curvatura do DNA. Observe que as proteínas SEPALLATA estão presentes nos quatro complexos, servindo para recrutar outras proteínas ao complexo. As estruturas exatas dos complexos multiméricos são hipotéticas.

620 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento box intimamente relacionados aos genes da Classe C é necessário para a formação do rudimento seminal. Esses genes de rudimentos seminais específicos foram denominados genes da Classe D. Já que o rudimento seminal é uma estrutura dentro do carpelo, os genes da Classe D não são, estritamente falando, “genes de identidade de órgãos”, embora funcionem do mesmo modo na determinação dos rudimentos seminais. As atividades da Classe D foram descobertas pela primeira vez em petúnia. O silenciamento de dois genes MADS box conhecidos por estarem envolvidos no desenvolvimento floral em petúnia, FLORAL-BINDING PROTEIN7/11 (FBP7/11), resultou no crescimento de estiletes e estigmas nos locais normalmente ocupados por rudimentos seminais. Quando o FBP11 foi superexpresso em petúnia, o primórdio do rudimento seminal formou-se sobre as sépalas e as pétalas. Em Arabidopsis, a expressão ectópica de SHATTERPROOF1 ou SHATTERPROOF2 (SHP1, SHP2) ou SEEDSTICK (STK) é suficiente para induzir a transformação de sépalas em órgãos carpeloides portadores de rudimentos seminais. Além disso, mutantes triplos stk/shp1/shp2 não têm rudimentos seminais normais. Por isso, somado aos genes das Classes C e E, os genes da Classe D são necessários para o desenvolvimento normal do rudimento seminal. A assimetria floral nas flores é regulada pela expressão gênica Enquanto muitas flores, como as de Arabidopsis, são radialmente simétricas, muitas plantas desenvolveram flores com simetria bilateral, que permitiram a elas formar estruturas especializadas para atrair polinizadores. Por exemplo, flores de Antirrhinum têm diferenças nítidas nas formas das pétalas superiores (dorsais) em comparação com as pétalas inferiores (ventrais) (Figura 20.30). Como isso ocorreu? Novamente, como no modelo ABCE, a genética forneceu a resposta. Mutações que transtornam o desenvolvimento de flores zigomórficas são conhecidas des(A) (B) Estame PAES Dorsal de o século XVIII. Carl Linnaeus foi o primeiro a descrever uma mutação de ocorrência natural em linária (Linaria vulgaris) que converteu a flor bilateralmente simétrica em uma forma radialmente simétrica (Figura 20.31). As flores do gênero Linaria normalmente têm corolas com quatro estames e um único nectário. A espécie bizarra descrita por Linnaeus tinha cinco estames e cinco nectários. Esse estado anormal, radialmente simétrico, foi chamado de peloria por

Linnaeus, da palavra grega “monstro”. Mais recentemente, mutantes análogos (“pelóricos”) em Antirrhinum majus permitiram uma dissecação genética dos mecanismos moleculares da especificação da simetria floral. A clonagem do gene mutado RADIALIS (RAD) revelou um mecanismo regulador pelo qual RAD controla a assimetria floral (ver Figura 20.30). RAD codifica um fator de transcrição da família MYB que reprime outro gene-chave denominado DIVARICATA (DIV). Quando DIV está mutado, todas as pétalas da flor se parecem com as pétalas superiores (dorsais). DIV, portanto, especifica a identidade floral inferior (ventral) na flor. A análise de outros mutantes indicou que RAD determina a identidade das pétalas superiores (dorsais). O fator de transcrição RAD é ativado por outros dois genes, CYCLOIDEA e DICHOTOMA, que são expressos nas pétalas dorsais. A expressão de RAD permite que DIV seja reprimido na parte dorsal da flor. Quando RAD não é expresso na base da flor, DIV é expresso e especifica o destino ventral. Por enquanto, nossa compreensão do desenvolvimento floral tem como base, em primeiro lugar, duas espécies-modelo, Arabidopsis thaliana e Antirrhinum majus. Um dos desafios do futuro será explorar as variações nas redes de genes que regulam o desenvolvimento floral ao longo de um amplo espectro de plantas floríferas. Um segundo desafio será tentar compreender como as rotas de desenvolvimento floral evoluíram de ancestrais sem flores. Tais estudos devem um dia conduzir à solução do “mistério abominável” de Darwin — a evolução das angiospermas. Estaminódio pi Ssorad abortado) oo AA I Figura 20.30 Assimetria floral em Antirrhinum. (A, B) As flores de Antirrhinum exibem simetria bilateral. (C) O gene D/VARICATA (DIV) codifica o fator transcricional MYB que promove a identidade ventral ao longo da flor. CYCLOIDEA (CYC) e DICHOTOMA (DICH) Carpelo LODOM (RAD) —> Identidade Lateral [SSdOO) Lateral dorsal E a gude l Sépala Civ) — Identidade ventral k À Ventral codificam fatores transcricionais relacionados que ativam o gene RADIALIS (RAD). A proteína RAD inibe a DIV na parte dorsal da flor e limita sua atividade aos domínios ventral e lateral. (B de Krizek e Fletcher, 2005.)

Capítulo 20 e O Controle do Florescimento e o Desenvolvimento Floral 621 Figura 20.31 Mutante pelórico de linária (Linaria vulgaris). A flor normal com a simetria bilateral é mostrada à esquerda, e o mutante pelórico radialmente simétrico é mostrado à direita. Agora sabe-se que a flor pelórica de linária é causada pela inativação do gene CYCLOIDEA pela metilação do DNA. (De Busch e Zachgo, 2009.) RESUMO A formação dos órgãos florais (sépalas, pétalas, estames e carpelos) ocorre no meristema apical caulinar e está relacionada aos sinais interno (autônomo) e externo (ambiental). Uma rede de genes que controla a morfogênese floral tem sido identificada em muitas espécies. Evocação floral: integração de estímulos ambientais e Para o sucesso reprodutivo, sistemas de controle interno (autônomo) e externo (sensível ao ambiente) capacitam as plantas a egular e a cronometrar, com precisão, o florescimento. Duas das respostas sazonais mais importantes que afetam o desenvolvimento floral são o fotoperiodismo (resposta às mudanças no comprimento do dia) e a vernalização (resposta ao rio prolongado). e O florescimento sincronizado favorece a fecundação cruzada e auxilia a assegurar a produção de sementes sob condições avoráveis. O ápice caulinar e as mudanças de fase e Nas plantas, a transição da fase juvenil para a adulta em geral está acompanhada por mudanças nas características vegetativas (Figura 20.1). Ritmos circadianos: o relógio interno e Os ritmos circadianos baseiam-se em um oscilador endógeno, e não na presença ou na ausência de luz; eles são definidos por três parâmetros: período, fase e amplitude (Figura 20.3). * A compensação de temperatura previnem que as mudanças térmicas afetem o período do relógio circadiano. e Os fitocromos e os criptocromos sincronizam o relógio circadiano. Fotoperiodismo: monitoração do comprimento do dia e As plantas podem detectar mudanças sazonais no comprimento do dia em latitudes distantes da linha do Equador (Figura 20.4). e O florescimento nas LDPs necessita que um comprimento do dia exceda certa duração, denominada comprimento crítico do dia. O florescimento nas SDPs requer um comprimento do dia que é menor do que o comprimento crítico do dia (Figura 20.6). As folhas percebem o estímulo fotoperiódico em LDPs e SDPs. As plantas monitoram o comprimento do dia pela mensuração do comprimento da noite; o florescimento tanto nas SDPs quanto nas LDPs é determinado

primariamente pela duração do período de escuro (Figura 20.7). Em LDPs e SDPs, o período de escuro pode ser ineficaz se interrompido por uma breve exposição à luz (uma quebra da noite) (Figura 20.8). e A resposta do florescimento às quebras da noite mostra um ritmo circadiano, sustentando a hipótese do relógio (Figura 20.9). No modelo de coincidência, o florescimento é induzido, tanto nas SDPs como nas LDPs, quando a exposição à luz é coincidente com a fase apropriada do oscilador. CO (em Arabidopsis) e Hd1 (em arroz) regulam o florescimento mediante controle da transcrição de genes de estímulo florais (Figura 20.10). A proteína CO é degradada em taxas diferentes, na luz versus no escuro. A luz aumenta a estabilidade de CO, permitindo que ela se acumule durante o dia; no escuro, ela é rapidamente degradada. Os efeitos de quebras noturnas pela luz vermelha e vermelho-distante implicam no controle pelos fitocromos do florescimento nas SDPs e nas LDPs (Figuras 20.11, 20.12). O florescimento em LDPs é promovido quando o tratamento com luz indutiva coincide com um pico na sensibilidade à luz, que segue um ritmo circadiano (Figura 20.13). Vernalização: promoção do florescimento com o frio e Nas plantas sensíveis, um tratamento de frio é necessário para elas responderem aos sinais florais como fotoperíodos indutivos (Figuras 20.14, 20.15). e Para a vernalização ocorrer, é necessário metabolismo ativo durante o tratamento de frio.

RESUMO

A formação dos órgãos florais (sépalas, pétalas, estames e carpelos) ocorre no meristema apical caulinar e está relacionada aos sinais interno (autônomo) e externo (ambiental). Uma rede de genes que controla a morfogênese floral tem sido identificada em muitas espécies.

Evocação floral: integração de estímulos ambientais

- Para o sucesso reprodutivo, sistemas de controle interno (autônomo) e externo (sensível ao ambiente) capacitam as plantas a regular e a cronometrar, com precisão, o florescimento.
- Duas das respostas sazonais mais importantes que afetam o desenvolvimento floral são o fotoperiodismo (resposta às mudanças no comprimento do dia) e a vernalização (resposta ao frio prolongado).
- O florescimento sincronizado favorece a fecundação cruzada e auxilia a assegurar a produção de sementes sob condições favoráveis.

O ápice caulinar e as mudanças de fase

- Nas plantas, a transição da fase juvenil para a adulta em geral está acompanhada por mudanças nas características vegetativas (**Figura 20.1**).

Ritmos circadianos: o relógio interno

- Os ritmos circadianos baseiam-se em um oscilador endógeno, e não na presença ou na ausência de luz; eles são definidos por três parâmetros: período, fase e amplitude (**Figura 20.3**).
- A compensação de temperatura previnem que as mudanças térmicas afetem o período do relógio circadiano.
- Os fitocromos e os criptocromos sincronizam o relógio circadiano.

Fotoperiodismo: monitoração do comprimento do dia

- As plantas podem detectar mudanças sazonais no comprimento do dia em latitudes distantes da linha do Equador (**Figura 20.4**).
- O florescimento nas LDPs necessita que um comprimento do dia exceda certa duração, denominada comprimento crítico do dia. O florescimento nas SDPs requer um comprimento do dia que é menor do que o comprimento crítico do dia (**Figura 20.6**).
- As folhas percebem o estímulo fotoperiódico em LDPs e SDPs.
- As plantas monitoram o comprimento do dia pela mensuração do comprimento da noite; o florescimento tanto nas SDPs quanto nas LDPs é determinado primariamente pela duração do período de escuro (**Figura 20.7**).
- Em LDPs e SDPs, o período de escuro pode ser ineficaz se interrompido por uma breve exposição à luz (uma quebra da noite) (**Figura 20.8**).
- A resposta do florescimento às quebras da noite mostra um ritmo circadiano, sustentando a hipótese do relógio (**Figura 20.9**).
- No modelo de coincidência, o florescimento é induzido, tanto nas SDPs como nas LDPs, quando a exposição à luz é coincidente com a fase apropriada do oscilador.
- CO (em *Arabidopsis*) e Hd1 (em arroz) regulam o florescimento mediante controle da transcrição de genes de estímulo florais (**Figura 20.10**).
- A proteína CO é degradada em taxas diferentes, na luz *versus* no escuro. A luz aumenta a *estabilidade* de CO, permitindo que ela se acumule durante o dia; no escuro, ela é rapidamente degradada.
- Os efeitos de quebras noturnas pela luz vermelha e vermelho-distante implicam no controle pelos fitocromos do florescimento nas SDPs e nas LDPs (**Figuras 20.11**, **20.12**).
- O florescimento em LDPs é promovido quando o tratamento com luz indutiva coincide com um pico na sensibilidade à luz, que segue um ritmo circadiano (**Figura 20.13**).

Vernalização: promoção do florescimento com o frio

- Nas plantas sensíveis, um tratamento de frio é necessário para elas responderem aos sinais florais como fotoperíodos indutivos (**Figuras 20.14**, **20.15**).
- Para a vernalização ocorrer, é necessário metabolismo ativo durante o tratamento de frio.

622 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento e Após a vernalização, o gene FLC está epigeneticamente desligado durante o resto do ciclo de vida da planta, permitindo que o florescimento, em resposta a dias longos, ocorra em Arabidopsis (Figura 20.16). e A regulação epigenética de FLC envolve mudanças estáveis na estrutura da cromatina. e Várias rotas de vernalização evoluíram nas plantas floríferas. Sinalização de longa distância envolvida no florescimento e Em plantas fotoperiódicas, um sinal de longo alcance é transmitido no floema das folhas para o ápice, permitindo a evocação floral (Figuras 20.17, 20.18). A identificação do florígeno e FT é uma proteína globular pequena que exibe as propriedades que seriam esperadas de um florígeno. * A proteína FT move-se via floema, das folhas para o meristema apical do caule, sob fotoperíodos indutivos. No meristema, FT forma um complexo com o fator de transcrição FD para ativar os genes de identidade florais (Figura 20.19). As quatro rotas distintas que controlam o florescimento convergem para o aumento da expressão de reguladores florais chave: FT nos tecidos vasculares e SOC7, LFY e AP1 no meristema (Figura 20.19). Meristemas florais e desenvolvimento de órgãos florais e Os quatro tipos diferentes de órgãos florais são iniciados sequencialmente em verticilos concêntricos e separados (Figura 20.22). e A formação dos meristemas florais requer os genes ativos de identidade do meristema floral, como SOCT, AP1 e LFY em Arabidopsis. As mutações em genes homeóticos de identidade florais alteram os tipos de órgãos produzidos em cada um dos verticilos (Figuras 20.23, 20.24). O modelo ABC sugere que a identidade de órgãos, em cada vertícilo, é determinada pela atividade combinada de três genes de identidade de órgãos (Figura 20.25). A expressão dos genes da Classe E de identidade do meristema floral (p. ex., SEPALLATA) é necessária para a expressão dos genes das Classes A, Be C (Figura 20.26). Muitos genes de identidade dos órgãos florais codificam fatores transcricionais contendo os domínios MADS que funcionam como heterotetrâmeros (Figura 20.28, Tabela 20.3). O Modelo Quaternário descreve como esses fatores transcricionais devem atuar em conjunto para especificar os órgãos florais (Figura 20.29). Variações no modelo ABCE conseguem explicar a diversidade de estruturas florais nas angiospermas (Figuras 20.30, 20.31). MATERIAL DA INTERNET Tópico 20.1 A mudança climática

tem causado mudanças mensuráveis na época de florescimento das plantas nativas As plantas estão aptas a perceber até mesmo 1ºC de diferença na temperatura, e o aumento da temperatura ambiente acelera o florescimento em muitas espécies. Tópico 20.2 Contrastando as características das fases juvenil e adulta da hera (Hedera helix) e do milho (Zea mays) Uma tabela de características morfológicas adultas versus juvenis é apresentada. Tópico 20.3 Florescimento de meristemas juvenis enxertados em plantas adultas A competência de meristemas juvenis de florescer pode ser testada em experimentos de enxertia. Tópico 20.4 Competência e determinação são dois estágios na evocação floral Experimentos têm sido conduzidos para definir competência e determinação durante a evocação floral. Tópico 20.5 Características da resposta de mudança de fase em ritmos circadianos Os movimentos de pétalas em Kalanchoé foram utilizados para estudar ritmos circadianos. Tópico 20.6 Efeitos contrastantes dos fitocromos A e B no florescimento PhyA e phyB afetam o florescimento em Arabidopsis e em outras espécies. Tópico 20.7 Suporte para o papel da regulação por luz azul dos ritmos circadianos ELF3 desempenha um papel na mediação dos efeitos da luz azul na época do florescimento. Tópico 20.8 Genes que controlam a época do florescimento É apresentada uma discussão dos genes que controlam diferentes aspectos da época do florescimento. Tópico 20.9 Regulação do florescimento na campainha (Canterbury bells) por fotoperíodo e vernalização Dias curtos, atuando sobre as folhas, podem substituir a vernalização no ápice caulinar da campainha. Tópico 20.10 A natureza autopropagadora do estímulo floral Em certas espécies, o estado induzido pode ser transferido por enxertia quase indefinidamente. Tópico 20.11 Exemplos de indução floral por giberelinas em plantas com diferentes exigências ambientais para o florescimento É apresentada uma tabela dos efeitos das giberelinas sobre plantas com exigências fotoperiódicas diferentes. Tópico 20.12 Variações do modelo ABCE são encontradas em outras espécies Variações no modelo ABCE estão associadas à morfologia floral contrastante em diferentes monocotiledôneas e eudicotiledôneas.

- Após a vernalização, o gene *FLC* está epigeneticamente desligado durante o resto do ciclo de vida da planta, permitindo que o florescimento, em resposta a dias longos, ocorra em *Arabidopsis* (**Figura 20.16**).
- A regulação epigenética de *FLC* envolve mudanças estáveis na estrutura da cromatina.
- Várias rotas de vernalização evoluíram nas plantas floríferas.

Sinalização de longa distância envolvida no florescimento

- Em plantas fotoperiódicas, um sinal de longo alcance é transmitido no floema das folhas para o ápice, permitindo a evocação floral (**Figuras 20.17**, **20.18**).

A identificação do florígeno

- FT é uma proteína globular pequena que exibe as propriedades que seriam esperadas de um florígeno.
- A proteína FT move-se via floema, das folhas para o meristema apical do caule, sob fotoperíodos indutivos. No meristema, FT forma um complexo com o fator de transcrição FD para ativar os genes de identidade florais (**Figura 20.19**).
- As quatro rotas distintas que controlam o florescimento convergem para o aumento da expressão de reguladores florais chave: *FT* nos tecidos vasculares e *SOC1*, *LFY* e *AP1* no meristema (**Figura 20.19**).

Meristemas florais e desenvolvimento de órgãos florais

- Os quatro tipos diferentes de órgãos florais são iniciados sequencialmente em verticilos concêntricos e separados (**Figura 20.22**).
- A formação dos meristemas florais requer os genes ativos de identidade do meristema floral, como *SOC1*, *AP1* e *LFY* em *Arabidopsis*.
- As mutações em genes homeóticos de identidade florais alteram os tipos de órgãos produzidos em cada um dos verticilos (**Figuras 20.23, 20.24**).
- O modelo ABC sugere que a identidade de órgãos, em cada verticilo, é determinada pela atividade combinada de três genes de identidade de órgãos (**Figura 20.25**).
- A expressão dos genes da Classe E de identidade do meristema floral (p. ex., *SEPALLATA*) é necessária para a expressão dos genes das Classes A, B e C (**Figura 20.26**).
- Muitos genes de identidade dos órgãos florais codificam fatores transcricionais contendo os domínios MADS que funcionam como heterotetrâmeros (**Figura 20.28, Tabela 20.3**). O Modelo Quaternário descreve como esses fatores transcricionais devem atuar em conjunto para especificar os órgãos florais (**Figura 20.29**).
- Variações no modelo ABCE conseguem explicar a diversidade de estruturas florais nas angiospermas (**Figuras 20.30, 20.31**).

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 20.1 **A mudança climática tem causado mudanças mensuráveis na época de florescimento das plantas nativas** As plantas estão aptas a perceber até mesmo 1°C de diferença na temperatura, e o aumento da temperatura ambiente acelera o florescimento em muitas espécies.
- Tópico 20.2 **Contrastando as características das fases juvenil e adulta da hera (*Hedera helix*) e do milho (*Zea mays*)** Uma tabela de características morfológicas adultas *versus* juvenis é apresentada.
- Tópico 20.3 **Florescimento de meristemas juvenis enxertados em plantas adultas** A competência de meristemas juvenis de florescer pode ser testada em experimentos de enxertia.
- Tópico 20.4 **Competência e determinação são dois estágios na evocação floral** Experimentos têm sido conduzidos para definir competência e determinação durante a evocação floral.
- Tópico 20.5 **Características da resposta de mudança de fase em ritmos circadianos** Os movimentos de pétalas em *Kalanchoë* foram utilizados para estudar ritmos circadianos.
- Tópico 20.6 **Efeitos contrastantes dos fitocromos A e B no florescimento** PhyA e phyB afetam o florescimento em *Arabidopsis* e em outras espécies.
- Tópico 20.7 **Suporte para o papel da regulação por luz azul dos ritmos circadianos** ELF3 desempenha um papel na mediação dos efeitos da luz azul na época do florescimento.
- Tópico 20.8 **Genes que controlam a época do florescimento** É apresentada uma discussão dos genes que controlam diferentes aspectos da época do florescimento.
- Tópico 20.9 **Regulação do florescimento na campainha (Canterbury bells) por fotoperíodo e vernalização** Dias curtos, atuando sobre as folhas, podem substituir a vernalização no ápice caulinar da campainha.
- Tópico 20.10 **A natureza autopropagadora do estímulo floral** Em certas espécies, o estado induzido pode ser transferido por enxertia quase indefinidamente.
- Tópico 20.11 **Exemplos de indução floral por giberelinas em plantas com diferentes exigências ambientais para o florescimento** É apresentada uma tabela dos efeitos das giberelinas sobre plantas com exigências fotoperiódicas diferentes.
- Tópico 20.12 **Variações do modelo ABCE são encontradas em outras espécies** Variações no modelo ABCE estão associadas à morfologia floral contrastante em diferentes monocotiledôneas e eudicotiledôneas.

Leituras sugeridas Amasino R. (2010) Seasonal and developmental timing of flowering. Plant J. 61: 1001-1013. DOI: 10.1111/;.1365-313X.2010.04148.x. Andrés, F. and Coupland, G. (2012) The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. Nat. Rev. Genet. 13: 627-639. DOI: 10.1038/nrg3291 Busch, A, and Zachgo, S. (2009) Flower symmetry evolution: Towards understanding the abominable mystery of angiosperm radiation. BioEssays 31: 1181-1190. Causiera, B., Schwarz-Sommerb, Z., and Davies, B. (2010) Floral organ identity: 20 years of ABCs. Semin. Cell Dev. Biol. 21: 73-79. Huijser, P. and Schmid, M. (2011) The control of developmental phase transitions in plants. Development 138: 4117-4129. DOL10.1242/dev.063511 Jaeger, E., Pullen, N., Lamzin, S., Morris, R. J., and Wigee, P. A. (2013) Interlocking feedback loops govern the dynamic behavior of the floral transition in Arabidopsis. Plant Cell 25: 820-833. Krizek, B. A, and Fletcher, J. C. (2005) Molecular mechanisms of flower development: An armchair guide. Nat. Rev. Genet. 6: 688698. Lee, J. and Lee, 1. (2010) Regulation and function of SOCI1, a flowering pathway integrator. J. Exp. Bot. 61: 2247-2254. Liu, L, Liu, C, Hou, X, Xi, W. Shen, L, Tao, Z., Wang, Y, and Yu, H. (2012) FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport. PLOS Biol. 10(4): 1001313. DOI:10.1371/ journal.pbio.1001313 Liu, L. Zhu, Y, Shen, L. and Yu, H. (2013) Emerging insights into florigen transport. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 607-613. Rijpkemaa, A. S., Vandenbusscheb, M., Koesc, R., Heijmansd, K, and Gerats, T. (2010) Variations on a theme: Changes in the floral ABCs in angiosperms. Semin. Cell Dev. Biol. 21: 100-107. Song, Y. H, Ito, S., and Imaizumi, T. (2013) Flowering time regulation: Photoperiod- and temperature-sensingin leaves. Trends Plant Sci. 18: 575-588. Taoka, K.-I., Ohki, L. Tsuji, H., Kojima, C., and Shimamoto, K. (2013) Structure and function of florigen and the receptor complex. Trends Plant Sci. 18: 287-294.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos ntes da descoberta da reprodução sexuada em plantas no final do século XVII, as sementes eram consideradas produtos de um processo assexuado e vegetativo similar à formação de gemas. Em meados do século XVIII, o papel do pólen na fecundação foi demonstrado experimentalmente, e, durante o XIX, os aspectos exclusivos do ciclo de vida vegetal começaram a ser reconhecidos. A diferença mais profunda entre a reprodução sexuada em plantas e animais é a presença, no ciclo de vida vegetal, de dois indivíduos haploides inteiramente separados, chamados gametófitos masculino e feminino. De modo mais exato, a própria flor não é uma estrutura sexual. As flores contêm os gametófitos masculino e feminino, que produzem as verdadeiras estruturas sexuais das angiospermas. Esta discussão inicia apresentando uma visão geral do ciclo de vida vegetal e como ele evoluiu desde as formas mais simples de algas até as plantas floríferas. A seguir, é discutido o desenvolvimento dos gametófitos masculino e feminino, que produzem os gametas. Como organismos sésseis, as plantas dependem de vetores como o vento ou os insetos para realizar a polinização e a fecundação. Conforme será estudado, as plantas não são inteiramente passivas nesse processo: elas desenvolveram mecanismos complexos, tanto anatômicos quanto bioquímicos, que estimulam a polinização cruzada. A etapa final do processo é o desenvolvimento da semente e do fruto — as estruturas que protegem e nutrem o embrião, a fim de que, em um substrato apropriado, ocorram a germinação e o estabelecimento de uma plântula. Desenvolvimento das gerações gametofíticas masculina e feminina O ciclo de vida vegetal difere fundamentalmente do ciclo de vida dos animais por abranger duas gerações multicelulares separadas: uma geração esporofítica diploide (2n) e uma geração gametofítica haploide (1n) (ver Capítulo 1). A presença de dois estágios multicelulares geneticamente distintos no ciclo de vida vegetal é denominada alternância de gerações, que ocorre nos órgãos reprodutivos masculino e feminino da flor — os estames (androceu) e os carpelos (gineceu). Devido à alternância de gerações, existe uma diferença fundamental entre os ciclos de vida animal e vegetal quanto aos destinos dos produtos da meiose. Nos animais, as células haploides produzidas por meiose dife

626 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento renciam-se diretamente em gametas — espermatozoide ou óvulo. As células haploides produzidas por meiose nas plantas, por outro lado, diferenciam-se em esporos — micrósporos (masculino) e megásporos (feminino) (Figura 21.1) (ver Capítulo 2 para uma revisão da meiose). Os micrósporos e os megásporos passam por divisões mitóticas, produzindo indivíduos haploides denominados gametófitos masculinos (ou microgametófitos) e gametófitos femininos (ou megagametófitos). Os gametófitos masculinos formam-se na antera do estame, ao passo que os gametófitos femininos se desenvolvem no interior do rudimento seminal (óvulo). Na maturidade, células especializadas dentro dos gametófitos masculino e feminino dividem-se mitoticamente, originando os gametas — espermatozoide e oosfera. À presença da geração gametofítica haploide no ciclo de vida vegetal significa que os gametas nas plantas são produzidos por mitose, e não por meiose. Na etapa final — fecundação — a oosfera e uma das células espermáticas passam por fusão sexuada, ou singamia, produzindo o zigoto (2n), o primeiro estágio da próxima geração esporofítica. Além disso, como será discutido mais adiante neste capítulo, um tipo único de fusão gamética ocorre nas angiospermas: uma segunda célula espermática funde-se com uma célula central diploide do gametófito feminino, resultando na célula do endosperma primário (triploide), que é seguida da formação do tecido Antera,, o Flor do esporófito maduro Pétala Estigma Estilete Antera Carpelo Estame Filete Receptáculo Meiose mm) 9 Rudimento seminal Megasporócito (2n) Figura 21.1 Ciclo de vida das angiospermas. gs gi Megásporos (n) endospérmico nutritivo da semente. A participação das duas células espermáticas durante a fecundação, exclusiva das plantas floríferas, é denominada fecundação dupla. Com base na reconstrução das filogenias das plantas terrestres, o ciclo de vida vegetal evoluiu de uma condição com um gametófito haploide dominante e de vida livre para uma com um esporófito diploide dominante e de vida livre. Ver Tópico 21.1 na internet para uma discussão sobre a evolução da diploidia em plantas. Formação de gametófitos masculinos no estame O gametófito masculino é formado no estame da flor. Em geral, o estame é constituído de um filamento delicado fixado a uma antera composta de quatro microsporângios posicionados em pares opostos

(Figura 21.2A). Os pares de microsporângios são separados entre si por uma região central de tecido estéril que circunda um feixe vascular. A sequência exata do desenvolvimento do microsporângio varia de espécie para espécie. Em Arabidopsis, a antera madura contém células arquesporiais, que, por fim, passam por meiose e são revestidas por quatro camadas somáticas: epiderme, endotécio, camada média e tapete. Originalmente, essas camadas são derivadas das três camadas do meristema floral (L1, L2 e 13). A camada L1 Microgametófitos Micrósporos (n) Grãos de pólen (n) Mitose) Q Núcleo Meiose Microsporócito (2n) ij Célula da célula generativa do tubo Tubo polínico Megásporo sobrevivente Tegumentos Antípodas EspermaNúcleo tozoide (2) da célula do tubo Núcleos polares Megásporos Oosfera Lar Sinérgides apoptóticos Megagametófito

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos (A) Feixe vascular Endotécio Q E Camada média Tapete Microsporócitos 627 Figura 21.2 Estrutura e desenvolvimento da antera. (A) Corte transversal mostrando quatro esporângios. (B) Sequência do desenvolvimento da antera madura de Arabidopsis mostrando tipos celulares diferentes. As células arquesporiais (lilás) diferenciam-se em células-mãe de pólen (microsporócitos), que passarão por meiose para produzir micrósporos. Células-mãe de pólen Tapete Camada média (B) Células parietais Endotécio secundárias nte [7] Camada 1 o PS Células SS [ ] Camada L2 arquesporiais Camada L3 100 um 250 um 700 um 2 mm < > Sequência do desenvolvimento torna-se a epiderme, e a camada L2 origina as células arquesporiais, bem como as camadas circundantes internas, conforme mostrado na Figura 21.2B. A região central que contém as células arquesporiais é denominada lóculo. A formação do grão de pólen ocorre em dois estágios sucessivos O desenvolvimento do gametófito masculino, ou grão de pólen, é temporalmente dividido em duas fases: microsporogênese e microgametogênese. Durante a microsporogênese, as células arquesporiais dentro dos lóculos diferenciam-se em microsporócitos, ou células-mãe de pólen — células diploides com capacidade de sofrer meiose para produzir micrósporos (Figura 21.3A). Os microsporócitos passam por meiose, resultando em uma tétrade de micrósporos haploides unidos por suas paredes, que são compostos em grande parte do polissacarídeo calose, um (153)-B-glucano. O tapete, uma camada de células secretoras circundando o lóculo, secreta a enzima hidrolítica calase e outras enzimas degradadoras de paredes celulaAntera madura (Arabidopsis) res para dentro do lóculo; a catalase digere parcialmente as paredes celulares e separa as tétrades em micrósporos individuais (ver Figura 21.34). Em algumas espécies polinizadas por insetos, o pólen normalmente é liberado como tétrades, como na urze comum (Calluna vulgaris), ou mesmo grupos maiores denominados políades, como em Acacia. Embora o tipo selvagem de Arabidopsis produza micrósporos individuais, em mutantes quartet (grt) a dissolução das tétrades é bloqueada. Todavia, os grãos de pólen de mutantes grt desenvolvem-se normalmente e são férteis. Uma vez formados os micrósporos no interior dos lóculos da antera — separados ou como tétrades ou políades — a fase de microsporogênese de

desenvolvimento do microgametófito é concluída. O segundo estágio é a microgametogênese, a formação de gametas masculinos. Durante a microgametogênese, o micrósporo (haploide) desenvolve-se mitoticamente para dentro do gametófito masculino, composto da célula vegetativa (ou célula do tubo) e de duas células espermáticas (Figura 21.3B). Antes da primeira divisão mitótica, o micrósporo

 (A) Microsporogênese Células-mãe de pólen IS Tapete Da NA Núcleos Es o) : (B) Microgametogênese | Meiose Il Tétrade (9 s tapete Micrósporos livres Células Núcleos Vacúolo Núcleo espermáticas | H Mitose | A vegetativo Mitose Il do pólen do pólen de Micrósporo Micrósporo Célula Célula Pólen Pólen Pólen maduro livre polarizado vegetativa generativa bicelular tricelular Figura 21.3 Desenvolvimento do gametófito masculino. (A) Microsporogênese. As células-mãe de pólen passam por meiose, produzindo uma tétrade de micrósporos. (B) Microgametogênese. O núcleo haploide divide-se mitoticamente, produzindo a célula do tubo (célula vegetativa) e a célula generativa (estágio bicelular). Após ser engolfada pela célula do tubo, a célula generativa divide-se mitoticamente, produzindo duas células espermáticas (estágio tricelular). À medida que amadurece, o grão de pólen forma uma parede celular especializada. expande-se substancialmente, um processo associado à biossíntese da parede celular e à formação de um vacúolo grande. Em paralelo, o núcleo do micrósporo migra para a parede celular, produzindo um micrósporo polarizado. A seguir, o micrósporo polarizado sofre uma divisão celular altamente assimétrica (mitose I do pólen), originando uma célula vegetativa grande e uma célula generativa pequena (ou célula germinativa masculina). No princípio, a célula generativa permanece fixada à parede celular do micrósporo e é circundada por uma parede semi-hemisférica de calose, que também serve para separar a célula generativa da célula vegetativa. Essa camada de calose decompõe-se e a célula generativa é engolfada pela célula vegetativa, resultando em uma estrutura anatômica única: uma célula dentro de uma célula (estágio bicelular). Subsequentemente, a célula generativa engolfada assume uma forma alongada ou fusiforme, que pode auxiliar em sua passagem pelo protoplasma dinâmico do tubo polínico em rápido crescimento. Durante a maturação, os grãos de pólen acumulam reservas de carboidratos ou lipídeos, para sustentar o metabolismo ativo necessário aos processos rápidos de germinação e crescimento do tubo polínico. Nesse estágio, o pólen em geral é liberado da antera por deiscência (abertura) de sua parede; a célula generativa divide-se para produzir as duas células espermáticas (mitose II do pólen) somente após o grão de pólen ter chegado a um estigma e o tubo polínico ser formado. Em muitas

espécies, contudo, a célula generativa sofre mitose II do pólen enquanto ainda está no interior da antera (estágio tricelular). Em qualquer caso, a produção das duas células espermáticas sinaliza o final da microgametogênese. Dependendo da espécie, as células do tapete podem permanecer na periferia do lóculo (como em Arabidopsis) ou tornar-se ameboides e migrar para dentro do lóculo, misturando-se com os micrósporos em desenvolvimento. Em ambos os casos, as células do tapete desempenham uma função secretora e, por fim, sofrem morte celular programada, liberando seus conteúdos para dentro do lóculo. Devido ao papel essencial das células do tapete no suprimento de enzimas, nutrientes e constituintes de paredes celulares para os grãos de pólen em desenvolvimento, os defeitos no tapete geralmente causam desenvolvimento anormal do pólen e decréscimo da fertilidade. A parede celular multiestratificada do pólen é surpreendentemente complexa As superfícies externas das paredes celulares do grão de pólen exibem uma diversidade notável de características esculturais que exercem papéis ecológicos importantes na transferência do pólen de flor para flor (Figura 21.4A). Igualmente complexas, no entanto, são as múltiplas camadas subsuperficiais de parede que estabelecem um labirinto de espaços internos, onde os lipídeos e as proteínas podem ser depositados (Figura 21.4B). A iniciação da formação da parede celular do pólen começa nos micrósporos, imediatamente após a meiose. Uma parede de calose efêmera é a primeira de várias camadas a serem depositadas pelo micrósporo sobre a superfície celular. Ela é seguida pela primexina (uma precursora da sexina), pela nexina e, por fim, pela intina. (Observe que, pelo fato de o micrósporo ser a fonte dessas camadas, a camada mais interna é a última a ser depositada.) A primexina, composta em grande parte de polissacarídeos, atua como um molde que orienta a acumulação de esporopolenina, o principal componente estrutural da exina, ou camada externa, que inclui a nexina e a sexina.

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos (B) Enquanto os micrósporos ainda estão em uma tétrade, a exina inicial é formada a partir de precursores da esporopolenina sintetizados e secretados pelos próprios micrósporos. No entanto, logo que as paredes mais externas, de calose, são dissolvidas e os micrósporos liberam-se da tétrade, a maioria dos precursores de esporopolenina é fornecida pelo tapete. A intina, ou camada interna, consiste principalmente de celulose e pectinas. Estudos recentes em Arabidopsis sugerem que o polímero esporopolenina possui constituintes derivados de ácidos graxos e fenólicos que estão ligados covalentemente, similar à lignina e à suberina. Além disso, a maior parte das paredes do grão de pólen inclui zonas alongadas denominadas aberturas, onde a exina é fina ou inexiste (Figura 21.5). Os tubos polínicos emergem pelas aberturas, quando o grão de pólen germina em um estigma compatível. O número de aberturas e o padrão de ornamentação da exina são características de uma família, de um gênero e, muitas vezes, de uma espécie de angiospermas. Pólen liso está associado a polinização pelo vento, como nos carvalhos (Quercus) e nas gramíneas (milho [Zea mays]), ao passo que as espécies polinizadas por insetos, aves e mamíferos tendem a ter padrões altamente ornamentados, consistindo em espinhos, ganchos ou projeções fila(A) 629 Exina Intina Membrana plasmática Figura 21.4 Estrutura da parede celular do grão de pólen. (A) Imagem de grãos de pólen de espécies diferentes ao microscópio eletrônico de varredura, exibindo ornamentação distinta. (B) Arquitetura de uma parede celular típica do pólen, mostrando as camadas interna e externa e elementos da ornamentação. A sexina pode ser tectada (com um teto), semitectada (com um teto parcial) ou intectada (sem um teto). O diagrama mostra uma parede do pólen com um teto, que cria uma superfície lisa. mentosas pegajosas, que capacitam o pólen a aderir aos polinizadores em forrageio. Uma vez que a esporopolenina é resistente à decomposição, o pólen está bem representado no registro fóssil; os padrões distintivos da exina são importantes para a identificação das espécies que estavam presentes, assim como sugerem as condições de climas pretéritos. Em espécies com estigmas secos (discutidas mais adiante neste capítulo), como Arabidopsis, o tapete também reveste os grãos de pólen com trifina, uma camada adesiva e pegajosa que cobre a camada de exina. A

trifina é rica em proteínas, ácidos graxos, ceras e outros hidrocarbonetos. Figura 21.5 Imagens do grão de pólen de Arabidopsis ao microscópio eletrônico de varredura. (A) Pólen de Arabidopsis mostrando duas de suas três aberturas, que são sulcos alongados onde a parede é mais fraca e mais fina. (B) Imagem ampliada da exina tectada de um grão de pólen de Arabidopsis. (Cortesia de D. Twell e S. Hyman.) (B)

Desenvolvimento do gametófito feminino no rudimento seminal Nas angiospermas, os rudimentos seminais (óvulos) estão localizados no interior do ovário do gineceu, o termo coletivo para os carpelos. Os rudimentos seminais são os locais da megasporogênese e da megagametogênese. Após a fecundação do gameta feminino, ou oosfera, por uma célula espermática, a embriogênese é iniciada e o rudimento seminal desenvolve-se em uma semente. Simultaneamente, o ovário amplia-se e torna-se um fruto. A fecundação e o desenvolvimento de frutos serão discutidos mais adiante neste capítulo. Os primórdios do rudimento seminal surgem em um tecido especializado do ovário denominado placenta. As localizações do tecido placentário variam entre os diferentes grupos vegetais e abrangem os seguintes tipos de placentação: marginal, parietal, axial, basal e central-livre (ver Tópico 21.2 na internet). O tipo de placentação dentro do ovário determina as posições e a disposição das sementes dentro do fruto. O gineceu de Arabidopsis é um sistema-modelo importante para o estudo do desenvolvimento do rudimento seminal O gineceu de Arabidopsis, como em muitos membros das Brassicaceae (família da mostarda), consiste em dois carpelos fusionados, referidos como valvas, separados por uma partição mediana denominada septo (Figura 21.6). As margens das valvas e o septo são unidos em uma faixa de tecido denominada replo, que exerce um papel importante na deiscência do fruto seco. Em cada carpelo, existem duas faixas de tecido placentário associadas ao septo em cada lado do gineceu. Os primórdios dos rudimentos seminais aparecem primeiro ao longo da placenta como projeções cônicas com ápices arredondados (Figura 21.7). Três zonas já podem ser distinguidas no estágio inicial de desenvolvimento do primórdio: a região proximal na base, que origina o funículo peduncular; a região distal ou micropilar no ápice, que produz o nucelo, onde ocorre a meiose, e a região central, denominada calaza, que origina os tegumentos, as camadas externas do rudimento seminal. A célula que irá se diferenciar na célula-mãe de megásporo é claramente visível no nucelo primordial devido a seu tamanho grande, núcleo grande e citoplasma denso. Em geral, existem duas camadas de tegumento: interna e externa. O tegumento interno forma uma saliência a certa distância do ápice do nucelo, seguida pela camada do tegumento externo (ver Figura

21.7). As duas camadas de tegumento continuam a crescer sobre o nucelo até alcançar a micrópila. Ao mesmo tempo, o funículo curva-se levemente, fazendo o rudimento seminal se inclinar para dentro em direção ao septo. Dessa maneira, a micrópila é aproximada do trato transmissor, uma região especializada dentro do septo, através da qual o tubo polínico cresce durante a polinização. A maioria das angiospermas exibe desenvolvimento do saco embrionário do tipo Polygonum O desenvolvimento do gametófito feminino, ou saco embrionário, é mais complexo e mais diverso do que o do gametófito masculino. De acordo com um esquema de classificação, existem mais de 15 padrões diferentes de desenvolvimento do saco embrionário em angiospermas. O padrão mais comum foi descrito pela primeira vez no gênero Polygonum (knotweed), razão pela qual é denominado tipo Polygonum de saco embrionário. Aqui, será discutido o desenvolvimento desse tipo de saco embrionário; (A) divergências do desenvolvimento do tipo Polygonum serão descritas no Tópico 21.3 na internet. Estigma (B) Margens Estilete da io Replo / Placenta Valva U. Rudimento |-qad À A seminal Q Trato Je transmissor Ovário Septo Valva Replo Figura 21.6 (A) Imagem do gineceu (pistilo) de Arabidopsis ao microscópio eletrônico de varredura. (B) Diagrama do ovário de Arabidopsis em corte transversal, mostrando a estrutura de carpelos fusionados. Cada valva representa um carpelo individual. (A de Gasser e Robinson-Beers, 1993.)

Figura 21.7 | Morfogênese do rudimento seminal em Arabidopsis, mostrando vários estágios de desenvolvimento e tipos de tecidos. A camada L1 (rosa) origina a epiderme, a camada L2 (amarela) origina a maior parte dos tegumentos e calaza, e a camada L3 (azul) origina o funículo. Célula-mãe de megásporo Nucelo Megásporos funcionais sofrem uma série de divisões mitóticas nucleares livres seguidas por celularização A célula arquesporial dentro do nucelo diferencia-se na célula-mãe de megásporo, a qual passa por meiose. No tipo Polygonum de saco embrionário, a meiose da célula-mãe de megásporo (diploide) produz quatro megásporos haploides (Figura 21.8). Três megásporos, geralmente os localizados na extremidade micropilar do nucelo, na sequência sofrem morte celular programada, deixando apenas um megásporo funcional. A seguir, o megásporo funcional passa por três ciclos de divisões mitóticas nucleares livres (mitoses sem citocinese), produzindo um sincício — célula multinucleada formada por divisões nucleares. O resultado é um saco embrionário imaturo, com oito núcleos. Após, quatro núcleos migram para o polo calazal e os outros quatro migram para o polo micropilar. Três dos núcleos em cada polo passam por celularização, enquanto os dois núcleos remanescentes, denominados núcleos polares, migram em direção à região central do saco embrionário, que contém um vacúolo grande. O citoplasma e os dois núcleos polares desenvolvem sua própria membrana plasmática e parede celular, originando uma célula binucleada grande. O saco embrionário completamente celularizado representa o gametófito feminino maduro ou saco Figura 21.8 Estágios de desenvolvimento do saco embrionário — do tipo Polygonum — de Arabidopsis. Os estágios são descritos no texto. As áreas de cor bege representam citoplasma, as áreas brancas representam vacúolos, e os círculos de cor roxa representam núcleos. O polo calazal está na parte superior e o polo micropilar na inferior. O núcleo da célula central é formado pela fusão dos núcleos polares. Vinda não funcionais Megásporo o pi 2--R “ -mãe de megásporo SO Sinérgides 631 Nucelo Chalaza Epiderme Ne Núcleo da e célula NAAS W central Tegumento externo Sinérgides Funículo “É Tegumento Micrópila interno embrionário. Na maturidade, o saco embrionário do tipo Polygonum consiste em sete células e oito núcleos. As três células na extremidade calazal do saco embrionário são

denominadas antípodas. Estudos ultraestruturais têm revelado que as antípodas apresentam grandes invaginações de membrana, talvez um indicativo de um papel no intercâmbio nutricional ou na sinalização hormonal. No entanto, as antípodas não estão presentes na ordem Nymphaeales, que inclui as ninfeias, bem como nos membros da família da enotera (Onagraceae). Como consequência, esses dois grupos de plantas possuem sacos embrionários maduros com apenas quatro núcleos. Em muitas outras espécies, incluindo Arabidopsis, as antípodas degeneram antes da fecundação, sugerindo que elas não exercem um papel essencial nesse processo. Por outro lado, em membros da família Poaceae, as antípodas proliferam, de modo que podem desempenhar um papel na fecundação dessas plantas. A oosfera (o gameta feminino que se combina com a célula espermática para formar o zigoto) e as duas sinérgides estão localizadas na extremidade micropilar do saco embrionário e são coletivamente referidas como aparelho oosférico (Figura 21.9). Uma característica adicional é a presença de um aparelho filiforme na extremidade micropilar de cada sinérgide. O aparelho filiforme consiste em uma parede celular espessada e convoluta que aumenta a área de superfície da membrana plasmática. Conforme será abordado mais adiante neste capítulo, as sinérgides são envolvidas nos estágios finais de atração do tubo polínico: a descarga dos conteúdos do tubo para dentro do saco embrionário e a fusão dos gametas. A célula binucleada grande no meio do saco embrionário é conhecida como célula central. Embora o destino de Antípodas a do 500 e = Célula QUAL Núcleo da célula central central 0% Saco embrionário maduro

 A Antípodas Vacúolo A Núcleos polares “Sire ss Célula —É 8 PS Oosfera central Aparelho o TUA. oosférico Aparelho A Sinérgides filiforme Figura 21.9 Diagrama do aparelho oosférico e aparelho filiforme do saco embrionário do tipo Polygonum. seu desenvolvimento seja completamente diferente do da oosfera, a célula central é também considerada um gameta, pois ela se fusiona com uma das células espermáticas durante a fecundação dupla. Em Arabidopsis, os dois núcleos polares da célula central fusionam-se, formando um núcleo diploide antes da fusão com a célula espermática. Dependendo do tipo de saco embrionário, o número de núcleos polares pode variar de um, em Oenothera, a oito ou mais, em Peperomia. Durante a fecundação dupla no saco embrionário do tipo Polygonum, uma célula espermática fusiona-se com a oosfera para produzir o zigoto, enquanto a outra se fusiona com a célula central para produzir a célula triploide do endosperma primário, que se divide mitoticamente e origina o endosperma nutritivo da semente. Uma vez que tipos diferentes de sacos embrionários contêm números distintos de núcleos polares, o nível de ploidia do endosperma varia de 2n em Oenothera até 15n em Peperomia. O desenvolvimento do saco embrionário envolve sinalização hormonal entre as gerações esporofítica e gametofítica De um total de cerca de 28 mil genes em Arabidopsis, acredita-se que somente alguns milhares estejam especificamente envolvidos no desenvolvimento do gametófito feminino. Análises têm revelado que várias centenas de mutantes afetam a gametogênese em Arabidopsis, e esses mutantes têm sido usados para identificar genes necessários para a gametogênese feminina ou o desenvolvimento inicial da semente. Os mutantes, na maioria, não são pareados nos estágios fundamentais de desenvolvimento durante a gametogênese, com uma proporção maior ou presos antes da primeira mitose haploide ou deficientes em etapas posteriores à celularização. Os rudimentos seminais de todos os mutantes gametofíticos encontrados até agora têm células esporofíticas (2n) normais — isto é, nucelo, tegumentos, funículo e célula-mãe de megásporo normais. Na realidade, os rastreamentos genéticos planejados para identificar defeitos gametofíticos não seriam capazes de revelar defeitos esporofíticos porque as plantas maternas são heterozigotas. Por outro lado, vários mutantes com defeitos nos tecidos esporofíticos do rudimento

seminal também mostram anormalidades no desenvolvimento gametofítico. Por essa razão, tem sido proposta a existência de uma hierarquia na comunicação entre o gametófito feminino e as células esporofíticas circundantes, sendo a influência maior exercida pelos tecidos esporofíticos maternos. Três hormônios — auxina, citocinina e brassinosteroides — têm sido implicados na regulação de diversos estágios de desenvolvimento do gametófito feminino em Arabidopsis. Por exemplo, dois genes YUCCA, que codificam flavinas monoxigenases envolvidas na biossíntese de auxina local, são expressos no rudimento seminal, e a carregadora do efluxo de auxina PIN1 é expressa no nucelo. Foi demonstrado que mutações no nucelo provocam defeitos no desenvolvimento do gametófito feminino, fazendo-o cessar no estágio de um ou dois núcleos. Essas observações são coerentes com o papel da auxina como um determinante do destino celular no gametófito feminino. As citocininas sintetizadas na região calazal do nucelo têm sido implicadas na megasporogênese. Os mutantes triplos sem receptores de AHK funcionais, necessários para a resposta às citocininas (ver Capítulo 15), não conseguem desenvolver megásporos funcionais. Os brassinosteroides, conforme demonstrado, são requeridos para a iniciação de divisões mitóticas pelo megásporo. Os gametófitos femininos de mutantes de Arabidopsis com um gene CYP85A1 defeituoso, que codifica uma enzima reguladora da biossíntese de brassinosteroides no saco embrionário, são cessados antes da primeira divisão nuclear mitótica do megásporo funcional haploide. Em outras palavras, a biossíntese de brassinosteroides no interior do saco embrionário é necessária para a iniciação do desenvolvimento do megagametófito. No entanto, a biossíntese de brassinosteroides no saco embrionário parece ser controlada por um gene expresso esporofiticamente, SPOROCYTELESS (SPL). Nos mutantes spl, as células arquesporiais são formadas na antera e nos primórdios do rudimento seminal, mas não conseguem se desenvolver posteriormente. Uma vez que o gene CYP85A1 é expresso de modo abundante nos sacos embrionários de rudimentos seminais do tipo selvagem, mas não nos de rudimentos seminais de mutantes spl, o gene esporofítico SPL parece regular a biossíntese de brassinosteroides no saco embrionário gametofítico. Polinização e fecundação em plantas floríferas A polinização em angiospermas é o processo de transferência de grãos de pólen da antera do estame, o órgão masculino da flor, para o estigma do pistilo, o órgão feminino

da flor. Em algumas espécies, como Arabidopsis thaliana e arroz, a reprodução em geral ocorre por autopolinização

— isto é, o pólen e o estigma pertencem ao mesmo esporófito. Em outras espécies, a polinização cruzada (cross-pollination), ou fecundação entre plantas diferentes (outcrossing), é a norma — os progenitores masculino e feminino são indivíduos esporofíticos separados. Muitas espécies podem reproduzir-se por autopolinização ou por polinização cruzada; outras espécies, como será discutido mais adiante, possuem diversos mecanismos para promover a polinização cruzada e podem mesmo ser incapazes de reprodução por autopolinização. No caso da polinização cruzada, o pólen pode percorrer grandes distâncias antes de chegar a um estigma apropriado. Produzidos em excesso, os grãos de pólen são 1.0 grão de pólen adere, (A) hidrata-se e, após, germina sobre uma célula epidérmica, ou papilar, Grão do estigma. de pólen « 2. O tubo polínico invade o estigma e cresce primeiro no Tubo interior da parede da célula papilar polínico e subsequentemente no espaço entre as células voltadas para o trato transmissor. Rudimento 3. O tubo polínico cresce e atravessa seminal transmissor próximo a um rudimento seminal. (B) Superfície do ovário Tubo | polínico Núcleo do Oosfera (O) EE Monocotiledôneas EM Eudicotiledôneas EB Divergentes basais Número de táxons a matriz extracelular do trato transmissor rica em nutrientes que conecta estigma, estilete e ovário. tubo polínico Funículo — É e... Sinérgide 633 dispersos por vento, insetos, aves e mamíferos, que carregam os gametas masculinos não móveis de angiospermas muito mais longe do que o espermatozoide móvel de plantas inferiores jamais poderia nadar. A polinização bem-sucedida depende de vários fatores, incluindo a temperatura ambiental, a sincronia e a receptividade do estigma de uma flor compatível. Muitos grãos de pólen podem tolerar a dessecação e temperaturas altas durante sua trajetória para o estigma. Contudo, alguns grãos de pólen, como os do tomateiro, são danificados pelo calor. Compreender como alguns grãos de pólen toleram períodos de temperaturas altas ajudará a assegurar nossa oferta de alimento à medida que o clima global muda. A passagem das células espermáticas para o gametófito feminino pelo tubo polínico ocorre em seis fases Os gametas femininos são bem protegidos do ambiente pelos tecidos do ovário. Consequentemente, para alcançar uma oosfera não fertilizada, as células espermáticas devem ser deslocadas por um tubo polínico que cresce do estigma

para o rudimento seminal. No gineceu de Arabidopsis, que é semelhante ao de outras angiospermas, esse processo foi dividido em seis fases (Figura 21.10). 5. O tubo polínico cresce junto das superfícies do septo e do funículo em direção à micrópila, o acesso para o rudimento seminal. Células espermáticas Ni a SR A < (> Tegumento 6. O tubo polínico atravessa a micrópila, penetra no saco embrionário e entra em uma sinérgide. Ele cessa o crescimento e seu ápice rompe para liberar as células espermáticas. Figura 21.10 Polinização em Arabidopsis. (A) As seis fases de crescimento e orientação do tubo polínico. (B) O tubo polínico chega à abertura micropilar de um rudimento seminal individual. (C) Velocidades de crescimento do tubo polínico de angiospermas, medidas in vivo em 352 espécies. As velocidades de crescimento foram calculadas a partir da distância linear percorrida pelo tubo mais longo, dividida pelo período real de crescimento ativo do tubo polínico. 500 1000 2000 5000 10.000 20.000 > 20.000 Crescimento do tubo polínico (um/h) (A e B de Johnson e Lord, 2006; C de Williams, 2012.)

634 Unidade Ill + Crescimento e Desenvolvimento (A) de pólen (C) 2. Hidratação e formação do pé 3. Emergência do tubo polínico 4. Crescimento do tubo polínico em direção ao estilete 1. Aderência Grão de pólen Tubo Papila do polínico estigma Depois que as células espermáticas são descarregadas do tubo polínico, ocorre a fecundação dupla: um espermatozoide une-se à oosfera para produzir o zigoto, e o segundo espermatozoide fusiona-se com a célula central para formar a célula triploide do endosperma primário. Conforme será discutido a seguir, a passagem bem-sucedida das duas células espermáticas para os dois gametas femininos (oosfera e célula central) pelas seis fases do processo depende de extensas interações e da comunicação entre o tubo polínico, o pistilo e o gametófito feminino. Como mostra a Figura 21.10€C, a velocidade de crescimento do tubo polínico de angiospermas varia de cerca de 10 um por hora até mais de 20.000 um (2 mm) por hora, cerca de cem vezes mais rápido que a velocidade de crescimento dos tubos polínicos de gimnospermas. A aderência e a hidratação de um grão de pólen sobre uma flor compatível dependem do reconhecimento entre as superfícies do pólen e do estigma A reprodução das angiospermas é altamente seletiva. Os tecidos femininos são capazes de distinguir entre grãos de pólen diversos, aceitando aqueles de espécies apropriadas e rejeitando outros de espécies não aparentadas. Quando —>5 e “ d Estigma f Ri da Figura 21.11 Aderência e hidratação de grãos de pólen sobre os estigmas de flores de Arabidopsis. (A) Imagem de papilas estigmáticas ao microscópio eletrônico de varredura. (B) Imagem ao microscópio eletrônico de transmissão, mostrando o contato entre um grão de pólen e uma papila do estigma. Um “pé” de material rico em lipídeos (setas) une as duas superfícies. (C) Os quatro estágios do tubo polínico: aderência, hidratação e formação do pé, emergência e crescimento através da parede celular papilar em direção ao estilete. (A de Bowman, 1994; B de Edlund et al., 2004; C de Edlund et al., 2004.) chegam a um estigma compatível, os grãos de pólen aderem fisicamente às suas células papilares, provavelmente devido a interações biofísicas e químicas entre proteínas do pólen e lipídeos e proteínas da superfície do estigma. Os grãos de pólen aderem fracamente aos estigmas de plantas de outras famílias. As flores têm estigmas úmidos ou secos. As células da superfície de estigmas úmidos liberam uma mistura viscosa de

proteínas, lipídeos e polissacarídeos; as células da superfície de estigmas secos, como os encontrados nas Brassicaceae, são cobertas por uma parede, cutícula e película proteica (Figura 21.11). Enquanto os grãos de pólen tornam-se hidratados incidentalmente sobre estigmas úmidos, o processo de hidratação sobre estigmas secos é altamente regulado. Após chegarem a um estigma, lipídeos e proteínas da casca do pólen escoam sobre ele e se misturam com materiais das células papilares para formar o "pé", uma estrutura que fixa o grão de pólen firmemente ao ápice da célula papilar. Durante esse processo, considera-se que os lipídeos no pé se reorganizam, criando um sistema capilar pelo qual água e íons podem fluir do estigma para o grão de pólen. Aparentemente, esse mecanismo permite que o grão de pólen desempenhe a façanha paradoxal de se tornar hidratado sobre um estigma seco. Em apoio ao papel dos lipídeos na hidratação do pólen, mutantes de Arabidopsis com defeitos no metabolismo de lipídeos de cadeia longa produziram grãos de pólen sem revestimento, que não conseguiram se hidratar sobre o estigma. Esse defeito poderia ser corrigido por umidade alta ou aplicação de lipídeos ao estigma; ambos os procedimentos permitiriam que o grão de pólen se hidratasse e formasse tubo polínico. O mecanismo de movimento da água da célula papilar para dentro do pé ainda não está esclarecido. Em princípio, a água poderia difundir-se para fora da célula papilar via canais de aquaporinas na membrana plasmática (ver Capítulo 3) ou ser secretada por exocitose vesicular. Em favor de um mecanismo secretor, os grãos de pólen são incapazes de hidratar-se sobre pistilos com uma mutação em um gene requerido para a exocitose normal das vesículas de Golgi.

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos
A polarização do grão de pólen desencadeada pelo Ca?* precede a formação do tubo Durante a hidratação, o grão de pólen torna-se fisiologicamente ativado. O influxo do íon cálcio para dentro da célula vegetativa desencadeia a reorganização do citoesqueleto e induz a célula a tornar-se fisiológica e ultraestruturalmente polarizada. A fonte do Ca?! é desconhecida, mas pode ser o citoplasma ou a parede celular da célula papilar. Imagens ao vivo do Ca?" livre em grãos de pólen de Arabidopsis mostraram que, logo após a hidratação, a concentração de Ca? citosólico aumenta no local da futura germinação e permanece elevada até a emergência do tubo. Microfilamentos de actina e vesículas secretoras acumulam-se abaixo do poro de germinação, ou abertura, e o núcleo vegetativo migra para uma posição que lhe permitirá entrar no tubo polínico germinante à frente das células espermáticas. Além de água e Ca", o estigma pode prover vários outros fatores que promovem igualmente a germinação do pólen, mas até o momento eles parecem ser espécie-específicos. Parede da exina Parede da intina Vacúolo a — a Mitocêndria [e | Núcleo j vegetativo Hiro Células espermáticas Vesículas contendo valo g SB] — precursores de SS O NA parede celular Tabiques de calose Retículo endoplasmático Corpo de Golgi Fusão de vesículas com a membrana plasmática no ápice do tubo etf Figura 21.12. Alongamento do tubo polínico por crescimento apical. O citoplasma está concentrado na região de crescimento do tubo por vacúolos grandes e tabiques de calose. (De Konrad et al., 2011.) 635 Os tubos polínicos crescem por crescimento apical Após a germinação, o tubo polínico começa a crescer por crescimento apical (ver Capítulo 14). Conforme já observado (ver Figura 21.10€), o alongamento do tubo polínico em algumas espécies de angiospermas é extremamente rápido, atingindo velocidades superiores a 5 um por segundo in vivo, em comparação com 10 a 40 nm por segundo para o crescimento apical de pelos de raízes. Além disso, o comprimento do tubo pode alcançar 40 cm à medida que cresce para deslocar-se o correspondente ao comprimento de uma seda de milho (estilete de carpelos de milho). Após penetrar pelas lacunas na cutícula cerosa da célula papilar, o tubo polínico entra na parede dela (ver Figura 21.110). Os tubos polínicos em crescimento restringem o citoplasma, os dois núcleos espermáticos e o núcleo vegetativo à

região apical, mediante a formação de vacúolos grandes e tabiques de calose para isolar a porção basal do tubo (Figura 21.12). Na extremidade apical do tubo polínico localiza-se uma região conhecida como zona clara (Figura 21.134). Nessa zona, são encontradas vesículas secretoras pequenas, mas organelas grandes — como núcleos, retículo endoplasmático e mitocôndrias — são excluídas. A base molecular da zona clara parece estar relacionada à desorganização ou à reorganização dos cabos de actina que orientam a corrente citoplasmática, porque corrente é observada na região atrás da zona clara, mas não dentro dela (Figura 21.13B). O citoplasma é preenchido com pequenas vesículas secretoras que levam materiais de parede e novas membranas para o ápice em crescimento. Como os tubos polínicos e outras células com crescimento apical regulam sua polaridade é uma questão fundamental no desenvolvimento vegetal. Uma hipótese é que estão envolvidos gradientes iônicos no ápice em crescimento. Por exemplo, o ápice de um tubo polínico em crescimento é polarizado devido a gradientes locais de Ca?* e pH (Figura 21.14). A concentração de Ca?" citosólico é alta no ápice (3-10 uM) e cai para os níveis basais (0,2-0,3 4M) nos 20 gym a partir do ápice. Além disso, o pH citosólico é levemente ácido (pH 6,8) no ápice da zona clara, sendo alcalino (pH 7,5) na base da zona clara. Tanto a concentração de Ca" quanto o pH citosólico oscilam na zona clara, com uma periodicidade que se correlaciona com oscilações na velocidade de crescimento do tubo polínico, sugerindo um vínculo entre os dois. Sabe-se que mudanças elétricas e químicas devido às concentrações de Ca?* e ao pH desempenham papéis na sinalização celular, na dinâmica do citoesqueleto, no tráfego ao nível de membrana e na exocitose, estando todos envolvidos na manutenção da polaridade do tubo polínico. Receptores do tipo quinase regulam a troca da ROP1 GTPase, um regulador fundamental do crescimento apical As células vegetais usam um mecanismo conservado, com base em pequenas GTPases (enzimas que hidrolisam GTP para GDP), para regular a polaridade em vários tipos de

636 Crescimento e Desenvolvimento Unidade Ill o (A) (B) Golgi Actina F Corrente ciopismárica Ha) 7) Vesículas contendo —s precursores de parede celular Fusão de vesículas com a membrana plasmática no ápice do tubo células. Essas GTPases reguladoras são comutadores moleculares que podem apresentar um ciclo entre uma forma ativa, ligada à GTP, e uma forma inativa, ligada à GDP (Figura 21.15A). Quando está em sua forma ativa, uma GTPase reguladora desencadeia rotas de transdução de sinal a jusante (ver Capítulo 15). A conversão da forma ativa de volta para a forma inativa é catalisada pela própria GTPase, que hidrolisa o GTP ligado a GDP. A troca da GTPase é operada por outras proteínas que afetam a velocidade da hidrólise de GTP ou liberação de GDP. Os fatores de troca de guanina nucleotídeo (GEFs, de guanine nucleotide exchange factors) ativam GTPases inativas por substituição de GDP por GTP, enquanto as proteínas de ativação de GTPases (GAPs, de GTPase-activating proteins) inativam GTPases promovendo a hidrólise de GTP. Nas plantas, o crescimento apical e a expansão celular polar são regulados por uma família exclusiva de pequenas GTPases denominada ROPs (de Rho-like) GTPase. Arabidopsis possui 11 genes ROP diferentes, sete dos quais são abundantes ou preferencialmente expressos em grãos de pólen maduros ou tubos. A ROP1 GTPase localiza-se sobre a membrana plasmática nos ápices de tubos polínicos em crescimento e é reguladora do crescimento apical. Como com outras GTPases reguladoras, a atividade de ROP1 pode ser ligada ou desE (Y Y 0,1 uM > 1,5 uM Figura 21.13 Zona clara de um tubo polínico em crescimento. (A) Micrografia da zona clara (linha branca tracejada) do pólen do lírio em alongamento. (B) Diagrama de componentes ultraestruturais da zona clara. Conforme indicado na ilustração, a "zona clara" não é realmente clara, mas contém corpos de Golgi, filamentos de actina F e numerosas vesículas pequenas. As setas indicam a circularidade da corrente citoplasmática de cada lado do eixo central. (A cortesia de J. Feijo; B de Cheung et al., 2010.) ligada por GEFs ou GAPs, respectivamente. Há também evidências (de estudos do desenvolvimento dos pelos de raízes) de que os próprios GEFs são ativados por um mecanismo de sinalização envolvendo receptores do tipo quinase (RLKs, de receptor-like kinases), que são codificadas por uma grande família de genes no genoma de Arabidopsis. A Figura 21.15B ilustra um mecanismo

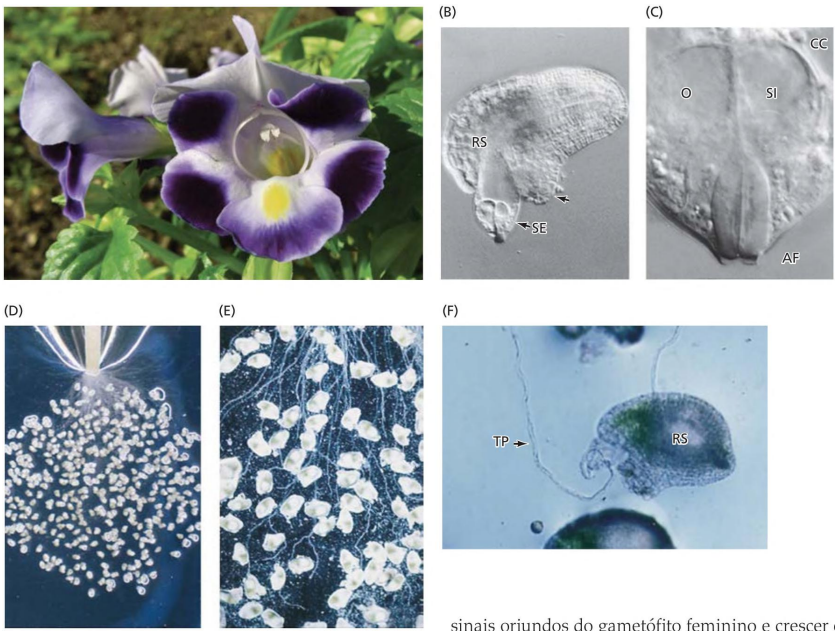
proposto, pelo qual uma RLK expressa pelo pólen interage diretamente com GEF para controlar o crescimento apical. Ao ser ativada por um ligante não identificado, RLK ativa GEF, que, por sua vez, ativa ROP1. Localmente ativada, ROP1, então, estimula a atividade de NADPH-oxidase, resultando na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). As EROs, por sua vez, promovem o influxo de Ca? proveniente do espaço extracelular, que intensifica o crescimento apical. ROP1 também interage especificamente com um grupo de proteínas denominadas proteínas interativas com ROP contendo motivo CRIB (RICs, de ROP-interactive CRIB motif-containing proteins). Quando superexpressas em Arabidopsis, RIC3 e RIC4 alteram a polaridade do tubo polínico e a exocitose, sugerindo que elas atuam a jusante de ROP1. Estudos posteriores demonstraram que a rota de RIC4 promove a montagem da actina F e induz a acumulação de vesículas exocíticas no ápice. Ainda não se sabe exatamente como RIC3 e RIC4 alteram a polaridade do tubo. Figura 21.14 Gradientes de Ca”! e pH em tubos polínicos. (À esquerda) Gradiente de Ca?* no ápice em crescimento de um tubo polínico do lírio, injetado com corante sensível ao Ca?*. (À direita) Gradiente de pH do ápice à base no pólen do tabaco, expressando um indicador sensível ao pH. (Cortesia de J. Feijo.)

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos (A) Proteína G-GDP (forma inativa) GAP GEF Rota de transdução ——>» desinal (B) 1. Ligante não 2. RLK 3. GEF 4. ROP estimula a identificado ativa ativa atividade da ativa RLK. GEF. ROP. NADPH-oxidase sobre a membrana O Ligante? plasmática. 6. ERO 2+ promove o RLK ra / influxo de Ca?, polínico 5. NADPH-oxidase 7. O influxo de Ca?+ produz aumenta a velocidade ERO. de crescimento do tubo polínico. Figura 21.15 (A) Fatores de troca de guanina nucleotídeo (GEFs) e proteínas de ativação de GTPase (GAPs) regulam as atividades de pequenas GTPases (ROPs), que atuam como comutadores moleculares nos tubos polínicos. (B) Modelo para regulação do crescimento do tubo polínico por receptores do tipo quinase (RLKs) e ROP GTPases. Estudos recentes sugerem que ROP1 está concentrada na região apical do tubo polínico. O crescimento apical do tubo polínico no pistilo é orientado por estímulos físicos e químicos Para que ocorra fecundação bem-sucedida, o tubo polínico deve encontrar seu caminho para a micrópila do rudimento seminal. Na verdade, muitas vezes existe competição entre os tubos polínicos para chegar primeiro na micrópila e, desse modo, conseguir fecundar a oosfera. Os tecidos maternos circundantes podem mesmo influenciar no resultado dessa "corrida" — um tipo de seleção de parceiro para a fecundação. Que fatores estimulam o crescimento dos tubos polínicos e os guiam para um rudimento seminal? Dois modelos principais foram propostos para explicar o crescimento de tubos polínicos em direção ao rudimento seminal: a hipótese mecânica e a hipótese quimiotrópica. Na hipótese mecânica, a arquitetura do pistilo dita o trajeto do tubo, que segue um estreito trato transmissor conduzindo ao rudimento seminal (ver Figura 21.104). Durante o crescimento em direção ao rudimento seminal, os tubos polínicos estão em íntimo contato com os 637 componentes da matriz extracelular do trato transmissor. A matriz extracelular do trato transmissor é uma mistura complexa de proteínas da parede celular, incluindo proteínas arabinogalactanos, glicoproteínas ricas em prolina e glicoproteínas ricas em hidroxiprolina (ver Capítulo 14). De acordo com a hipótese mecânica, essas proteínas fornecem moléculas adesivas que mantêm o tubo no local e proporcionam tração para o crescimento através do estilete. A matriz extracelular fornece também nutrientes que podem sustentar a atividade metabólica do

tubo. De acordo com a hipótese quimiotrópica, uma hierarquia de sinais moleculares orienta o tubo polínico para seu destino, mediante estimulação do ápice para crescer em direção ao rudimento seminal. Foram identificadas algumas moléculas expressas pelo pistilo, as quais atuam na orientação do tubo polínico. No lírio, uma pequena proteína — adesina rica em cisteína no estigma/estilete (SCA, de stigma/style cysteine-rich adhesin), uma proteína de transferência de lipídeos — é secretada pela epiderme do trato transmissor que forra o estilete oco e está envolvida no crescimento e na aderência do tubo ao longo do trato. Outra proteína pequena secretada, quimiocianina, um membro da família das fitocianinas de proteínas de cobre azul, atua como um estímulo direcional. Ao mesmo tempo em que os estágios iniciais do crescimento do tubo polínico são regulados pelas células esporofíticas no trato transmissor, análises genéticas de Arabidopsis e experimentos sobre orientação in vivo em Torenia fournieri (discutido a seguir) apoiam a ideia de que sinais químicos oriundos do gametófito feminino também desempenham papéis no direcionamento dos tubos polínicos para o rudimento seminal. O tecido do estilete condiciona o tubo polínico a responder a substâncias atraentes produzidas pelas sinérgides do saco embrionário Para ir do estigma até o ovário, o tubo polínico passa pelo estilete. Além de servirem como um conduto para o tubo polínico alcançar o trato transmissor e o ovário, os tecidos do estilete também capacitam o tubo a tornar-se apto a perceber sinais de orientação provenientes do gametófito feminino. Conforme descrito a seguir, Torenia fournieri (um membro das Lamiales, que inclui a alfazema e o lilás) proporciona um sistema-modelo apropriado para estudar a produção de substâncias atraentes ao tubo polínico pelo gametófito feminino, além de ser usada para revelar o papel do estilete na preparação da resposta do tubo polínico às substâncias atraentes liberadas pelo saco embrionário. Na imensa maioria das angiospermas, os tecidos esporofíticos do rudimento seminal (tegumentos) não podem ser facilmente removidos do saco embrionário. Todavia, em T. fournieri e em várias outras espécies, o saco embrionário cresce para fora, passando pela micrópila em direção ao funículo (Figura 21.16). Nesta espécie, a oosfera, as duas sinérgides e aproximadamente a metade da célula central estão, portanto, localizadas fora do rudimento seminal.

Figura 21.16 Uso de rudimentos seminais de Torenia fournieri excisados para estudar a influência do estilete no crescimento direcionado do tubo polínico. (A) Flor de T. fournieri. (B) Saco embrionário (SE) de T. fournieri estendendo-se desde a região micropilar do rudimento seminal (RS) excisado. (C) Vista ampliada do saco embrionário nu, mostrando a célula central (CC), a oosfera (0) e uma das duas sinérgides (Sl) com seu aparelho filiforme (AF). (D) Rudimentos seminais colocados perto do estilete polinizado. (E) Imagem em campo escuro mostrando o crescimento de tubos polínicos em direção aos rudimentos seminais. (F) Micrografia de um tubo polínico (TP) que alcançou a extremidade micropilar de um saco embrionário nu em um rudimento seminal (RS). (B-F de Higashiyama et al., 1998.) Quando os rudimentos seminais de T. fournieri são excisados da placenta, os sacos embrionários nus ficam diretamente expostos ao meio. Experimentos demonstraram que, quando rudimentos seminais de T. fournieri excisados são cocultivados com tubos polínicos germinados in vitro (em um meio nutritivo), os tubos não crescem em direção ao rudimento seminal. No entanto, se primeiro germinarem sobre um estigma vivo e puderem emergir da extremidade cortada do estilete, os grãos de pólen de T. fournieri crescem em direção à extremidade micropilar do saco embrionário (ver Figura 21.16F). Esse experimento demonstra que o tubo polínico interage com o esporófito feminino e se torna condicionado de uma maneira que seja capaz de responder aos sinais oriundos do gametófito feminino e crescer em direção à micrópila. Na verdade, em Arabidopsis, comparações dos transcriptomas de tubos polínicos, germinados in vitro ou através dos tecidos do pistilo, mostraram que mudanças significantes na expressão gênica são induzidas pelo crescimento através dos tecidos do pistilo. A fonte celular da substância atraente do tubo polínico em T. fournieri foi identificada por ablação a laser de células específicas do saco embrionário. Os tubos polínicos não conseguiam crescer em direção ao rudimento seminal somente se as sinérgides — mas não a oosfera ou a célula central — fossem mortas. As substâncias quimioatraentes do pólen de Torenia foram identificadas como peptídeos ricos em cisteína denominados LUREs. Os LURESs estão relacionados às defensinas, um grupo de proteínas antimicrobianas encontrado em animais e plantas. Os diversos

LURESs de Torenia aparentemente atuam de uma maneira espécie-específica. Proteínas semelhantes a LUREs foram identificadas em Arabidopsis; óvulos de T. fournieri expressando um LURE de Arabidopsis atraem preferencialmente tubos polínicos de Arabidopsis. A fecundação dupla ocorre em três estágios distintos O tubo polínico, quando sensível às substâncias químicas atraentes secretadas pelas sinérgides, cresce através da micrópila, penetra no saco embrionário e entra em uma das sinérgides. Uma vez no interior da sinérgide, o tubo



sinais oriundos do gametófito feminino e crescer

polínico cessa o crescimento e o ápice rompe-se bruscamente, liberando as duas células espermáticas. O comportamento das células espermáticas em Arabidopsis, com base em imagem ao vivo de células marcadas com fluorescência, pode ser dividido em três estágios (Figura 21.17). Primeiro, o tubo polínico rompe bruscamente alguns segundos após entrar na sinérgide, durante ou pouco antes da desintegração da sinérgide receptora. Segundo, as duas células espermáticas permanecem estacionárias na região limítrofe entre a oosfera e a célula central por cerca de 7 minutos. Terceiro, um espermatozoide fusiona-se com a oosfera, e o outro, com a célula central, completando a fecundação dupla. Muitas perguntas sobre a fecundação dupla permanecem. Por exemplo, como é regulado o rompimento brusco do tubo polínico? De acordo com um modelo, uma RLK na membrana plasmática da sinérgide torna-se ativada e estimula a produção de EROs e a absorção de Ca". Já que radicais hidroxila aplicados exogenamente provocam o rompimento brusco de tubos polínicos de uma maneira dependente de Ca", é possível que uma combinação de radicais hidroxila e concentração alta de Ca?! possa causar o rompimento do tubo polínico após a entrada na sinérgide. Outra pergunta refere-se a o que determina o comportamento das células espermáticas após elas serem liberadas Antípodas Célula a A Núcleo da [célula o om Oosfera f Sinérgides N À Núcleo vegetativo ç) = Tubo Células espermáticas polínico 3. Uma célula espermática 2. Duas células espermáticas 1. O tubo polínico rompe-se e descarrega. As células espermáticas permanecem fusiona-se com a são transportadas por vários oosfera, e a outra, rapidamente do tubo minutos na com a célula central, e seus núcleos movem-se em direção aos núcleos-alvo. polínico para dentro do gametófito feminino. A sinérgide receptiva provavelmente se desintegre logo após o início da descarga do tubo polínico. região limítrofe entre a oosfera e a célula central. Figura 21.17 O comportamento da célula espermática durante a fecundação dupla em Arabidopsis pode ser dividido em três estágios. 639 do tubo polínico. É provável que células espermáticas descarregadas troquem sinais adicionais com os gametas femininos para preparar a fusão. Em Arabidopsis, por exemplo, uma proteína rica em cisteína é liberada da oosfera quando o espermatozoide chega. O espermatozoide responde

secretando uma proteína de membrana específica sobre sua superfície. Essa proteína na superfície do espermatozoide aparentemente facilita a fusão dos gametas masculino e feminino. Coerente com essa hipótese, células espermáticas mutantes que não têm a proteína na superfície são incapazes de fecundar a oosfera ou a célula central. Autopolinização versus polinização cruzada Muitas espécies desenvolveram mecanismos para impedir a autopolinização e promover a polinização cruzada, o que aumenta a diversidade genética e a capacidade de adaptação a condições ambientais diferentes. O mecanismo básico adotado pelas plantas floríferas para impedir a autopolinização é a autoincompatibilidade polínica, que será discutida mais adiante nesta seção. Certas características da morfologia floral ou da sincronia de desenvolvimento podem promover a polinização cruzada, como quando os estames e os pistilos de uma flor bissexual ou plantas monoicas amadurecem em momentos diferentes. Por fim, a produção de indivíduos com esterilidade masculina (funcionalmente femininos) também atua para impedir a autopolinização e promover a polinização cruzada. Espécies bissexuais e monoicas desenvolveram características florais para assegurar a polinização cruzada Uma vez que as plantas floríferas na maioria — mais de 85% — são bissexuais, os primeiros botânicos assumiram que elas deveriam realizar autopolinização. Portanto, foi uma surpresa quando, no final do século XVIII Christian Konrad Sprengel demonstrou que, na maioria das angiospermas, a morfologia floral parece ser otimizada para atrair insetos polinizadores, os quais facilitam a polinização cruzada em vez da autopolinização. Foram identificados atributos temporais e espaciais da morfologia floral que impediam a autopolinização tanto em espécies bissexuais quanto em monoicas. Na dicogamia, os estames e os pistilos amadurecem em momentos diferentes. Existem dois tipos de dicogamia: protandria e protoginia. Nas flores protândricas, os estames amadurecem antes dos pistilos, ao passo que, nas flores protogínicas, os pistilos amadurecem antes dos estames (Figura 21.18A). Como os indivíduos de uma população selvagem se encontram em diferentes estágios de desenvolvimento em determinado momento, sempre haverá pólen disponível para cada pistilo e vice-versa. Outra característica floral que promove a polinização cruzada é a heterostilia. Em espécies heterostílicas, existem dois ou três tipos morfológicos de flores, chamados de morfos, na mesma população. Os morfos florais dife

 (A) Dicogamia Estigma 5 P SU Pistilo Estame Tempo — to. Liberação do pólen Receptividade do estigma Flor protândrica (B) Heterostilia bu Morfo com estilete longo | Morfo com estilete curto rem nos comprimentos do pistilo e dos estames. Em um morfo, os estames são curtos e o pistilo é longo, enquanto, no segundo morfo, ocorre o inverso (Figura 21.18B). Os comprimentos dos estames e dos pistilos nos dois morfos são adaptados à polinização por polinizadores diferentes ou por partes diferentes do corpo do mesmo polinizador, promovendo, assim, a polinização cruzada. Esterilidade masculina citoplasmática ocorre na natureza e é de grande utilidade na agricultura A esterilidade masculina — incapacidade de produzir pólen funcional — é comum nas plantas e impede efetivamente a autopolinização. A esterilidade com frequência tem herança maternal, causada por mutações de ganho de função do genoma mitocondrial, sendo, por isso, denominada esterilidade masculina citoplasmática (CMS, de cytoplasmic male sterility). A CMS tem sido muito estudada em uma ampla diversidade de culturas agrícolas, visando sua exploração em programas de melhoramento. A maioria dos tipos de mutações de CMS é causada por rearranjos cromossômicos mitocondriais que produzem genes quiméricos com novas funções. Os genomas mitocondriais vegetais são grandes, variáveis em tamanho e tendem a sofrer recombinação em regiões específicas (ver Capítulo 2 e Tópico 12.6 na internet). Os rearranjos do genoma mitocondrial podem resultar em fusões entre sequências mitocondriais distintas, produzindo, às vezes, Receptividade do estigma Tempo —*DPôy Liberação do pólen Flor protogínica Figura 21.18 Adaptações morfológicas em flores que promovem a polinização cruzada. (A) Dicogamia. Nas flores protândricas, a liberação dos grãos de pólen das anteras ocorre antes da receptividade do estigma (indicada pelo estigma aberto). Nas flores protogínicas, a receptividade do estigma precede a liberação do pólen. (B) Heterostilia. Dois tipos de flores morfologicamente diferentes são produzidos: morfos com estilete longo e morfos com estilete curto. Devido às reações de incompatibilidade, os dois tipos podem polinizar-se mutuamente, mas não ocorre autopolinização. um gene novo, funcional. Embora até agora não tenham sido isoladas duas mutações de CMS iguais, todas parecem inibir a função mitocondrial quando expressas na

antera, resultando na produção de EROs e na morte celular programada mediada pelas EROs. Para uma discussão sobre o mecanismo molecular da CMS no arroz e sua inversão, ver Tópico 21.4 na internet. A autoincompatibilidade é o mecanismo básico que impõe a polinização cruzada em angiospermas As esterilidades masculina citoplasmática e floral morfológica promovem a polinização cruzada em algumas espécies, mas, na imensa maioria das espécies bissexuais, a polinização cruzada é imposta por um mecanismo de reconhecimento de próprio/não próprio (selflnonself) denominado autoincompatibilidade (SI, de self-incompatibility). Os sistemas de SI evoluíram diversas vezes nas plantas floríferas, levando a uma série diferente de mecanismos. A SIcria uma barreira bioquímica que impede a autopolinização, ao mesmo tempo em que permite a polinização por outro indivíduo da mesma espécie. A capacidade de distinguir entre próprio e não próprio é uma função ubígqua e essencial de espécies tanto multicelulares quanto microbianas. Em vertebrados, por exemplo, o reconhecimento de não próprio depende do complexo principal de histocompatibilidade (MHC, de major histocompatibility complex), no qual a variabilidade alélica, ou polimorfismo, nos loci do MHC, facilita a discriminação de próprio/não próprio. Nas plantas, o reconhecimento de próprio/não próprio durante a reprodução sexuada é me

diado pelo locus da autoincompatibilidade, S, que direciona o reconhecimento e a rejeição de pólen próprio (self-pollen). O locus S consiste em genes múltiplos, ou determinantes, que são expressos na antera e no grão de pólen (masculino) ou no pistilo (feminino). Os genes determinantes femininos e masculinos são herdados como uma unidade segregante única e possuem muitos alelos. As variantes alélicas do complexo gênico são chamadas de haplótipos S. Um haplótipo é qualquer combinação de alelos em loci adjacentes sobre um cromossomo que são herdados juntos. Durante a polinização, as proteínas expressas pelos alelos dos genes determinantes "determinam" se o pólen será percebido pelo estigma como próprio ou não próprio. Se o grão de pólen e as células estigmáticas transportarem alelos do mesmo haplótipo S, ocorre uma reação incompatível e o pólen é rejeitado. No entanto, se os haplótipos S do pólen e estigma transportarem alelos diferentes, a continuidade da polinização e da fecundação são permitidas. Existem dois tipos principais de categorias de sistemas de SI em plantas, ambos definidos pelo fenótipo da incompatibilidade do grão de pólen (Figura 21.19). Na autoincompatibilidade esporofítica (SSI, de sporophytic selfincompati(A) Autoincompatibilidade esporofítica S, S3 S3 Sq (B) Autoincompatibilidade gametofítica Tubos polínicos inibidos 9 S2 $3 S2 $3 Figura 21.19 Comparação de autoincompatibilidade esporofítica e gametofítica. (A) Autoincompatibilidade esporofítica (SSI). O crescimento do tubo polínico prossegue somente se o genótipo diploide do progenitor não corresponder ao progenitor feminino. (B) Autoincompatibilidade gametofítica (GSI). O crescimento do tubo polínico prossegue somente se o genótipo haploide não corresponder ao locus S feminino. 641 bility), o fenótipo da incompatibilidade do grão de pólen é determinado pelo genoma diploide do progenitor do pólen — especificamente, o tapete da antera. Se qualquer um dos haplótipos S do genitor do pólen corresponder a qualquer um dos haplótipos S no pistilo, então ocorrerá rejeição. As reações de SSI em geral bloqueiam o crescimento do pólen antes da hidratação e da germinação. Todavia, se o pólen de SSInão germinado for removido do estigma incompatível e colocado sobre um estigma compatível, ele se recuperará. Na autoincompatibilidade gametofítica (GSI, de

gametophytic self-incompatibility), o fenótipo da incompatibilidade do pólen é determinado pelo genótipo do próprio pólen (haploide). Nesse caso, ocorre rejeição se o único haplótipo S do grão de pólen corresponder a qualquer um dos haplótipos S no pistilo. As reações de GSI em geral cessam o desenvolvimento do tubo polínico após ele ter crescido parcialmente através do estilete. Ao contrário da SSI, as reações de GSI em geral matam o tubo polínico. Correlações têm sido feitas entre o tipo de sistema de Sle outras características reprodutivas da flor. Por exemplo, a SSI é muitas vezes associada a estigma seco, ao passo que a GSI tem sido correlacionada com estigma úmido. Portanto, o pólen com SSI deve obter água do estigma antes que o tubo polínico possa emergir; já o pólen com GSI fica hidratado e metabolicamente ativo tão logo chegue ao estigma, permitindo que sua germinação seja relativamente rápida. O sistema de autoincompatibilidade esporofítica em Brassicaceae requer dois genes no locus $ Até agora, o único sistema de SI esporofítica que foi caracterizado em cada detalhe é o das Brassicaceae. Nas Brassicaceae, dois genes do locus S altamente polimórficos estão envolvidos na resposta à SI (Figura 21.20). O determinante S masculino é uma proteína rica em cisteína localizada no revestimento do pólen e denominada proteína rica em cisteína do locus S (SCR, de S-locus cysteine-rich protein). Embora as SCRs sejam expressas no tapete diploide e no grão de pólen haploide, somente as produzidas pelo tapete são essenciais para a reação de SI. Por essa razão, o sistema de SI nas Brassicaceae é considerado esporofítico. O determinante S feminino é um receptor quinase com serina/treonina, denominado receptor quinase do locus S (SRK, de S-locus receptor kinase), localizado na membrana plasmática de células do estigma. SRK tem um domínio extracelular altamente variável entre haplótipos S diferentes, conforme se espera de uma proteína envolvida no autorreconhecimento. Durante a microgametogênese, o tapete diploide libera diversas proteínas, incluindo dois tipos de SCRs — uma de cada haplótipo S -, que são incorporadas à camada de exina da parede celular do grão de pólen. Após a polinização, as SCRs difundem-se para a superfície do estigma e penetram na parede da célula papilar até alcançar a membrana plasmática. Como o estigma é diploide, a membrana plasmática da célula papilar contém dois tipos de SRKs, um

 O ligante SCR2 não se liga ao receptor SRK1 nem ao receptor SRK3, permitindo a germinação do pólen. O ligante SCR1 liga-se aos receptores SRK1, impedindo a germinação. Ligante SCR1 Casca — 1O do pólen Receptor , Autoincompatível SRK3 Membrana —— plasmática Estigma de S1S3 para cada haplótipo S. Cada SRK reconhece e liga-se apenas à sua SCR cognata sobre o mesmo haplótipo do locus S. Se isso acontecer, a ligação da SCR à SRK causa autofosforilação do receptor. A fosforilação do receptor SRK inicia uma cascata de sinalização que rapidamente inibe funções que normalmente facilitariam a hidratação e a germinação do pólen. A reação de SSI ocorre mesmo se apenas um dos dois haplótipos S representados no revestimento do pólen (como SCRs) estiver presente no genoma do estigma. A autoincompatibilidade gametofítica é mediada por proteínas citotóxicas S-RNase e F-box A GSlé a forma predominante de SI nas plantas floríferas. A GSI é controlada por um único locus multialélico (locus S) contendo dois genes firmemente ligados, um codificando o determinante masculino expresso no pólen e o outro codificando o determinante feminino expresso no pistilo. Nas famílias Solanaceae, Scrophulariaceae e Rosaceae, o determinante no pólen é especificado por um gene que codifica uma proteína F-box, SLF/ SFB, que está envolvida na marcação de proteínas para degradação via rota de ubiquitinação (ver Capítulo 2). O determinante no pistilo é especificado por um gene da S-ribonuclease (S-RNase) citotóxica, que é especificamente expresso no trato transmissor do estilete. A rejeição do tubo polínico ocorre sempre que houver uma correspondência entre o Figura 21.20 | Interações receptor-ligante e reconhecimento de pólen “próprio” na superfície epidérmica do estigma. O diagrama mostra dois grãos de pólen com haplótipos diferentes (S,e S,) sobre o estigma de um heterozigoto S,S, autoincompatível. O ligante da proteína rica em cisteína do locus S (SCR) de cada grão de pólen está localizado na parede celular polínica e é transportado para a superfície epidérmica quando o grão chega ao estigma. O ligante SCR1 dos grãos de pólen que expressam o haplótipo S, se liga ao receptor SRK1 na superfície da célula estigmática de S,S; e o ativa, desencadeando a cascata de sinalização que leva à inibição da hidratação, da germinação e do crescimento do tubo. Por outro lado, um grão de pólen derivado de

uma planta que não expressa o haplótipo S, nem o S; (p. ex., o haplótipo S;) produz um ligante SCR2 que não consegue se ligar aos receptores SRK e ativá-los, permitindo que o crescimento do tubo polínico prossiga. determinante S do pólen haploide e um dos dois determinantes S expressos no estilete diploide. A base molecular para a interação entre os determinantes S masculino e feminino na GSI é pouco conhecida. Um avanço fundamental foi a descoberta de que as S-RNases produzidas no trato transmissor podem ser captadas pelo tubo polínico, independentemente de o determinante no pólen ser ou não alélico ao haplótipo do pistilo. Em outras palavras, o reconhecimento entre a S-RNase e o determinante S do pólen ocorre no interior do tubo polínico, onde somente S-RNases próprias seriam citotóxicas. Essa observação era coerente com a identificação do determinante no pólen, SLF/SFB, como uma proteína F-box, componente do complexo de SCF E3 ligase, que está envolvido na degradação proteica pela rota dependente de ubiquitina-proteassomo 265. Isso sugere um modelo simples em que o reconhecimento da S-RNase não própria pelo SCFS"* do tubo polínico leva à ubiquitinação e à degradação das S-RNases não próprias no tubo polínico (Figura 21.21). A degradação da S-RNase não própria pelo SCF%" impediria a citotoxicidade da RNase e permitiria que o tubo polínico continuasse crescendo, mas SCFS% não consegue se ligar à S-RNase captada do trato transmissor. Como consequência, a S-RNase digere o RNA da célula vegetativa do tubo polínico, levando à morte celular. Esse modelo simples é explicativo, mas não esclarece todos os aspectos da GSI. Por exemplo, o sequestro de S-RNase no vacúolo da célula do tubo parece desempenhar um papel importante na proteção contra a citotoxicidade. Durante reações incompatíveis, a desintegração da membrana vacuolar pode desencadear morte celular programada da célula do tubo. Apomixia: reprodução assexuada por semente Em algumas espécies, o embrião não é produzido como resultado de meiose e fecundação, mas de uma célula do rudimento seminal, sem redução cromossômica (diploide),

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos 1. As S-RNases provenientes do trato transmissor do estilete diploide entram no tubo polínico haploide. 2. O complexo SCFSLF ubiquitina e degrada apenas S-RNases não próprias. Citosol do tubo polínico | | | | Complexo SCFSLF | | Ubiquitina e e . hd RNases RD) Dr / es do RNA4 eiá ada fo E E E É Sm es a? Tubo polínico próprio 3. As S-RNases próprias são livres para degradar o RNA celular. 5. O RNA não é degradado, permitindo que o grão de pólen cresça. a qual se diferencia diretamente em um zigoto e, por essa razão, é geneticamente idêntica ao progenitor feminino. Esse tipo de reprodução assexuada ou clonal, por semente, é conhecido como apomixia, e as plantas produzidas dessa maneira são apomíticas. A apomixia é encontrada em cerca de 0,1% das angiospermas (mais de 40 famílias), incluindo as monocotiledôneas e as eudicotiledôneas. Os exemplos comuns incluem as espécies cítricas, manga, dente-de-leão, amora-preta, maçã silvestre e gramíneas forrageiras do gênero Panicum. Os diversos tipos de apomixia são descritos no Tópico 21.5 na internet. A apomixia não é um “beco sem saída” evolutivo Por causa de sua natureza clonal, a apomixia já foi considerada um beco sem saída evolutivo, geneticamente distinta da reprodução sexuada. Essa hipótese foi baseada na suposição de que a apomixia representava um ponto irreversível do ramo filogenético que inevitavelmente levaria à extinção da linhagem. Essa visão está agora superada por análises filogenéticas mostrando que a apomixia não só é amplamente distribuída em linhagens de ramos iniciais e tardios, mas que ela é igualmente reversível. Ou seja, linhagens que foram uma vez apomíticas às vezes voltam à reprodução sexuada obrigatória. O controle genético da apomixia tem como base a alteração da expressão dos mesmos genes que controlam o desenvolvimento normal do nucelo e do megagametófito. Uma vez que a maioria dos genótipos apomíticos é poliploide, sugeriu-se que a evolução da apomixia pode ter contribuído para o valor adaptativo (fitness) de espécies poliploides. A elucidação do mecanismo da apomixia pode potencialmente fornecer aos melhoristas vegetais uma ferra4. O complexo SCFSLF ubiquitina e degrada todas as S-RNases não próprias. B = B = 643 Figura 21.21 Modelo de degradação das RNases para a autoincompatibilidade gametofítica (GSI). (À esquerda) Tubo polínico próprio. Como o pólen é haploide, seu complexo SCFS

reconhece e degrada apenas S-RNase não própria produzida pelo trato transmissor diploide. Como consequência, a S-RNase própria remanescente é livre para degradar o RNA celular. (À direita) Tubo polínico de cruzamento. Durante a polinização cruzada, o complexo SCFSF do tubo polínico reconhece e degrada ambas as S-RNases não próprias, o que elimina a toxicidade e permite que o crescimento do tubo polínico prossiga. Tubo polínico de cruzamento menta nova importante para beneficiar culturas agrícolas. Muitas de nossas culturas mais produtivas, como o milho, são híbridos que foram desenvolvidos para tirar proveito do fenômeno da heterose, ou vigor híbrido (ver Capítulo 2). Como os híbridos vegetais não se reproduzem e, por isso, não podem ser propagados por semente, as sementes híbridas devem ser geradas novamente em cada estação mediante repetição do cruzamento original. No entanto, se a apomixia fosse introduzida no híbrido F,, este seria capaz de produzir sementes por clonagem, evitando, portanto, o problema da perda de heterose na geração F,. Dado o potencial dessas técnicas para acelerar o progresso do melhoramento vegetal, recentemente as pesquisas sobre os mecanismos de desenvolvimento sexuado em plantas têm sido intensificadas. Desenvolvimento do endosperma Partindo-se de uma perspectiva ecológica e agrícola, o ciclo de vida vegetal começa e termina com uma semente. Agora, retoma-se a trajetória do rudimento seminal das angiospermas imediatamente após a fecundação dupla e acompanha-se sua transformação em uma semente madura. O endosperma desenvolve-se a partir das divisões mitóticas do núcleo do endosperma primário resultante da fecundação dupla. Em angiospermas, existem três tipos de desenvolvimento do endosperma: nuclear, celular e helobial. Desses, o tipo nuclear é o mais comum e tem sido amplamente estudado em sementes de cereais e de Arabidopsis, conforme será discutido nas seções seguintes. (Ver Tópico 21.6 na internet para uma descrição dos outros tipos de endosperma.)

644 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento (A) Casca (geral) da semente Endosperma periférico Embrião Vacúolo Endosperma calazal Endosperma micropilar Casca calazal da semente Cordão Suspensor Figura 21.22 Estrutura da semente de Arabidopsis. (A) Diagrama de uma semente de Arabidopsis com o embrião no estágio de desenvolvimento em torpedo. (B) Fotomicrografia de um corte corado de uma semente de Arabidopsis no mesmo estágio de (A). O embrião está embebido no tecido endospérmico maduro. A semente é coberta por uma casca derivada dos tecidos dos tegumenDurante a morfogênese da semente, o endosperma fornece nutrientes para o embrião em desenvolvimento. Em algumas espécies, (A) existe endosperma remanescente, que é suficiente para nutrir também a plântula. Em Arabidopsis e em muitas outras espécies, o endosperma é quase completamente reabsorvido (solubilizado e absorvido) durante a embriogênese; as reservas que sustentarão o crescimento inicial da plântula são armazenadas nos cotilédones (partes do embrião) (Figura 21.22). Os cotilédones carnosos de leguminosas são altamente especializados na armazenagem de alimento (ver Capítulo 18). Em cereais e em outras gramíneas, o endosperma persiste durante o desenvolvimento da semente e passa a ser o local principal para a armazenagem de amido e proteína (Figura 21.23). A mobilização dessas reservas para o transporte ao embrião é a função final do endosperma, antes que ele passe por morte celular programada à medida que a plântula se torna estabelecida. (o) Figura 21.23 Estrutura da semente de cereal, tendo como exemplo o trigo (Triticum aestivum). (A) Vista superficial da semente, mostrando a localização do embrião em relação ao endosperma. (B) Corte longitudinal pigmentado Calaza Regiões do (e) tegumento interno Embrião Camada de aleurona Regiões do tegumento interno Cordão 7 N LÁ Micrópila Calaza Micrópila tos interno e externo do rudimento seminal. (C) Semente madura. O endosperma foi em grande parte reabsorvido, e o embrião preenche a semente. Os cotilédones contêm reservas armazenadas que sustentarão o crescimento inicial da plântula após a germinação. (De Debeaujon et al., 2003.) (B) Testa e pericarpo Endosperma: Camada de aleurona —; Endosperma amiláceo + Embrião: Coleóptilo Escutelo Radícula Coleorriza Camada de aleurona , Endosperma amiláceo de um extremo ao outro da semente. (C) Desenvolvimento do embrião.

(C de Cosségal et al., 2007.) Dias após a polinização

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos (A) (B) Vacúolo Endosperma central periférico Endosperma o, cenocítico o Núcleo do KR endosperma calazal Endosperma micropilar (E) Endosperma 645 (o) (D) (F) (G) Endosperma celularizado Endosperma periférico Sistema radial de microtúbulos Alvéolos Domínio do endosperma micropilar Região calazal Endosperma calazal Figura 21.24 Desenvolvimento do cenócito do endosperma de Arabidopsis. (A-D) O núcleo do endosperma primário passa por divisões nucleares livres, e os núcleos resultantes migram para a periferia da célula cenocítica central. (E-G) A celularização do cenócito do Em sementes com um endosperma do tipo nuclear, o desenvolvimento se processa em duas fases: uma fase cenocítica e uma fase celular. Logo após a fecundação dupla, o núcleo do endosperma submete-se a vários ciclos de mitose sem citocineses, formando um cenócito (massa multinucleada). Em determinado momento, que varia com a espécie, à medida que passa por celularização, o cenócito deposita parede celular ao redor de cada núcleo. A celularização do endosperma cenocítico em Arabidopsis avança da região micropilar para a calazal A Figura 21.24 ilustra vários estágios no desenvolvimento do cenócito do endosperma de Arabidopsis. O núcleo do endosperma primário passa por uma série de oito divisões mitóticas sem citocinese, levando à produção de cerca de 200 núcleos, localizados principalmente na periferia da grande célula central. No estágio de embrião globular, o cenócito do endosperma de Arabidopsis tem três regiões que se tornam distintas à medida que a semente cresce: o endosperma micropilar que circunda o embrião, o endosperma periférico na câmara central e o endosperma calazal. Célula (Ss semelhante ad d — Es “| — Alvéolos Embrião maduro endosperma começa na região do endosperma micropilar e avança para a região calazal. Quase toda a fina camada de endosperma na periferia (camada de aleurona) é reabsorvida pelo embrião em crescimento durante o desenvolvimento. (De Olsen, 2004.) A celularização do endosperma cenocítico em Arabidopsis começa na região do endosperma micropilar e avança para a região calazal (ver Figura 21.24, partes E-G). O processo é iniciado durante o estágio globular da embriogênese, no momento em que o cenócito está organizado em domínios citoplasmáticos nucleares uniformemente espaçados, definidos por sistemas radiais de microtúbulos (Figura 21.25, ver

partes A e B). Minifragmoplastos (ver Capítulo 1) reúnem-se nos limites dos domínios citoplasmáticos nucleares adjacentes e da fusão de vesículas no plano de divisão (ver Figura 21.25€). A seguir, desenvolve-se uma placa celular coesa, pela fusão da membrana tubular em lâminas porosas. O último estágio é a fusão de um lado da placa celular com a membrana plasmática parental (ver Figura 21.25D). Após a formação da parede entre domínios citoplasmáticos nucleares adjacentes, as células são referidas como células alveolares devido à sua natureza tubular: a extremidade da célula voltada para o vacúolo central não tem parede transversal e está aberta ao citoplasma da célula central. Divisões subsequentes das células alveolares para o interior levam à formação da parede transversal nas camadas celulares periféricas. Finalmente, todo o endosperma fica celularizado.

 (A) Visão geral (B) Domínios citoplasmáticos nucleares Endosperma periférico Vacúolo central Complexo Placa de divisão Endosperma calazal Domínio do endosperma micropilar Figura 21.25 Formação da parede transversal no endosperma periférico de Arabidopsis. (A) A celularização começa durante o estágio globular da embriogênese. (B) O cenócito está organizado em domínios citoplasmáticos nucleares, definidos por microtúbulos radiais. (C) Os minifragmoplastos formam-se nos limites entre domínios adjacentes. (D) As vesículas fusionam-se, formando as paredes transversais. (De Otegui, 2007.) O endosperma celular de Arabidopsis é em grande parte, consumido à medida que o embrião cresce. Na maturidade, um embrião volumoso preenche a semente e apenas uma única camada de endosperma permanece na semente madura (ver Figuras 21.22C e 21.24G). Conforme discutido no Capítulo 18, a camada persistente de endosperma, às vezes referida como camada de aleurona por analogia aos grãos de cereais, contribui para a dormência imposta pela casca em Arabidopsis e em outras espécies com sementes pequenas, e a desintegração de sua parede celular é necessária para a conclusão da germinação. A celularização do endosperma cenocítico de cereais avança centripetamente Em cereais, o endosperma não é consumido durante a embriogênese e, como consequência, ele ocupa um volume muito maior da semente madura (ver Figura 21.23). Durante o desenvolvimento do endosperma do cereal, o núcleo do endosperma primário triploide passa por uma série de divisões mitóticas sem citocinese. Os núcleos resultantes dessas divisões migram para a periferia da célula central, que igualmente contém um grande vacúolo central (Figura 21.26, ver partes A-D). Como no cenócito de Arabidopsis, cada um dos núcleos é circundado por microtúbulos dispostos radialmente (ver Figura 21.26E). Paredes anticlinais formam-se inicialmente entre núcleos adjacentes, resultando nas células alveolares tubiformes, com a extremidade aberta apontando em direção ao vacúolo central (ver Figura 21.26F). A seguir, os núcleos alveolares passam por uma ou mais divisões mitóticas periclinais seguidas por citocinese, produzindo de Golgi ms : Núcleo EE Microtúbulo [= Domínios citoplasmáticos nucleares Membrana K + Crescimento plasmática o marginal da (C) Formação da parede transversal, estágio inicial (D) Formação da

parede transversal, estágio tardio placa celular Parede celular Minifragmoplasto células-filhas. A camada mais interna das células-filhas permanece com estrutura alveolar e continua a se dividir periclinalmente até que a celularização seja completa (ver Figura 21.26G e H). A fonte mais importante de células endospérmicas amiláceas é constituída pelas células internas das fileiras celulares, presentes na conclusão da celularização do endosperma (ver Figura 21.26H). Logo após isso, ocorrem novas divisões celulares, com os planos de divisão agora orientados aleatoriamente, de modo que o padrão de fileiras celulares é em seguida perdido. A segunda fonte de células endospérmicas amiláceas é representada pelas células-filhas internas da camada de aleurona que se divide periclinalmente. Essas células rediferenciam-se, tornando-se as camadas externas do endosperma amiláceo. O desenvolvimento do endosperma e a embriogênese podem ocorrer autonomamente Embora a embriogênese e a formação do endosperma ocorram de modo simultâneo e em íntima proximidade, os dois programas de desenvolvimento são experimentalmente separáveis. Por exemplo, a capacidade de gerar embriões somáticos (assexuados) em cultura de tecidos, um procedimento rotineiro em muitos laboratórios de biotecnologia, demonstra que a embriogênese pode ocorrer na ausência dos tecidos da semente circundantes. Nesse caso, o meio nutritivo, que inclui hormônios, substitui um endosperma nutritivo. Inversamente, em Arabidopsis, mutações em qualquer um dos três genes FERTILIZATION-INDEPENDENT SEED (FIS) (FIS1, FIS2 e FIS3) desencadeiam o desenvolvimento autônomo do endosperma na ausência de fecundação e formação de embrião. O endosperma mutante é diploide em vez de triploide, mas de resto é normal. Já que a casca da semente (testa) e o fruto (síliqua) são formados nos mutantes fis, o desenvolvimento de endosperma, testa e parede do ovário parece ser coordenado.

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos Figura 21.26 Desenvolvi- (A) mento do cenócito endospérmico de cereais. (A-D) O núcleo endospérmico triploide está localizado no citoplasma basal da célula central. Após uma série de divisões nucleares livres, os núcleos migram para a periferia da grande célula cenocítica. (E-H) CeluVacúolo central larização do endosperma ce- endosperma nocítico de cereais. (De Olsen, 2004.) (E) Parede celular central Sistema —SA de microtúbulos radiais Parede celular anticlinal Muitos dos genes que controlam o desenvolvimento do endosperma são expressos maternalmente Há milhares de anos, os criadores de animais conhecem os efeitos do progenitor de origem. Por exemplo, o cruzamento de jumentos com cavalos produz bardotos (bardoto, masculino; bartoda, feminino) quando o progenitor masculino é o cavalo, e muares (mula e burro), quando o progenitor feminino é a égua. No milho, certos alelos dos genes R e B que regulam a acumulação de antocianinas produzem grãos quando herdados de um progenitor, mas não os produzem quando herdados do outro progenitor. Os efeitos do progenitor de origem são definidos como fenótipos que dependem do sexo do progenitor do qual a característica foi herdada. Um subconjunto dos efeitos do progenitor de origem é causado pela expressão gênica impressa. Os genes impressos são expressos predominantemente do alelo materno ou do paterno, ao contrário dos genes não impressos, em que os alelos de ambos os progenitores são expressos igualmente. A expressão gênica impressa é considerada epigenética, pois os alelos que têm sequências de DNA idênticas ou quase idênticas são expressos diferentemente. As diferenças na expressão resultam de modificação covalente do DNA ou de suas proteínas associadas (ver Capítulo 2). Os genes expressos maternamente e silenciados paternalmente são referidos com genes expressos maternalmente (MEGs, de maternally expressed genes); os que são expressos paternalmente e silenciados maternalmente se chamam genes expressos paternalmente (PEGs, de paternally expressed genes). Nas plantas floríferas, a expressão 647 (B) (O) (D) Endosperma periférico Citoplasma s Núcleo do A“ ei Parede celular periclinal gênica impressa é quase completamente restrita ao tecido endospérmico; em dois estudos diferentes em Arabidopsis, elas são predominantemente MEGs (100-165 MEGs versus 10-43 PEGs). A importância evolutiva do papel dos MEGs no endosperma é que o

progenitor feminino controla a nutrição do embrião em desenvolvimento. Genes impressos foram identificados no próprio embrião. As proteínas FIS são membros de um complexo repressivo Polycomb (PRC2) que reprime o desenvolvimento do endosperma A característica importante dos mutantes fis em Arabidopsis foi revelada após cruzamentos recíprocos entre mutantes e tipos selvagens. Esses cruzamentos mostraram que o endosperma defeituoso e o embrião abortivo eram observados somente após a herança materna de um alelo do mutante fis. Esse efeito do progenitor de origem é devido à expressão diferencial de alelos paternos e maternos causada por impressão genômica parental. Tais efeitos do progenitor de origem são regulados em parte por proteínas do grupo Polycomb. As proteínas do grupo Polycomb são reguladores conservados evolutivamente que reprimem a transcrição de seus genes-alvo, que muitas vezes exercem papéis essenciais na proliferação e na diferenciação celular. Elas medeiam mudanças epigenéticas por meio de remodelação da cromatina durante o desenvolvimento tanto vegetal quanto animal. Os complexos de proteínas do grupo Polycomb abrangem múltiplas formas do complexo repressivo Polycomb 2 (PRC2, de Polycomb repressive complex 2), que catalisa a metilação de histonas, as quais são com

ponentes de nucleossomos cuja metilação tende a inibir a transcrição do DNA associado (ver Figura 2.14). As plantas possuem múltiplos complexos PRC2, codificados por múltiplos homólogos de genes das subunidades que têm papéis diferentes no desenvolvimento vegetal. O complexo FIS-PRC2 (Fertilization Independent Seed-PRC2), que normalmente controla a cessação do gametófito feminino de Arabidopsis, é composto de quatro proteínas: FIS1, também chamada de MEDEA (MEA,, FIS2, FIS3 (também chamada de FERTILIZATION-INDEPENDENT ENDOSPERM [FIE]) e MUSASHI HOMOLOG 1 (MSI1). Conforme observado anteriormente, a mutação de perda de função de qualquer um dos genes FIS provoca o início da mitose na célula central na ausência de fecundação. Por essa razão, as proteínas FIS são subunidades de um complexo regulador que normalmente reprime o desenvolvimento do endosperma na ausência de fecundação. Presumivelmente, a função normal do complexo é a de metilar histonas associadas a genes que promovem o desenvolvimento do endosperma. Na ocorrência de fecundação, o endosper1. A METILTRANSFERASE 1 (MET1) mantém o silenciamento da metilação de CpG (citosina-P-guanina) sobre os alelos parentais de genes impressos (triângulo cinza). v tl Metilação do DNA dependente da replicação Remoção ativa da metilação do ma dos mutantes fis superprolifera e permanece não celularizado. Os efeitos das mutações msil são pleiotrópicos. Além do desenvolvimento autônomo do endosperma, as mutações msil de perda de função causam divisões autônomas da oosfera, levando a um embrião partenogênico, não viável. A impressão gênica no endosperma também envolve metilação e desmetilação do DNA, realizadas, respectivamente, por MET1 (uma DNA-metiltransferase) e DME (DEMETER), uma DNA-glicosilase. (A DNA-glicosilase retira resíduos de 5-metilcitosina de sequências de DNA, que são, então, substituídas por citosinas não metiladas.) A Figura 21.27 apresenta um modelo mostrando como a desmetilação do DNA, a metilação do DNA e a metilação das histonas mediada por FIS-PRC2 podem regular a expressão dos MEGs no endosperma. Os alelos impressos começam a ser DNA-metilados no espermatozoide haploide e no núcleo da célula central diploide, levando à inativação parcial dos genes. A presença da DME na célula central desmetila os alelos

maternos, restaurando sua 2. Durante a gametogênese masculina, a metilação de CpG é mantida nas células espermáticas. O O Células ias 3. A marca da metilação é espermáticas removida na célula central feminina pela DME e o gene torna-se expresso. Manutenção da metilação do DNA Célula central DNA pela DME Q Vo 1 TH v Ls TES ES À Metilação 5. Ambos os alelos são metilados sobre seu DNA no embrião. Desconhece-se o papel da metilação das histonas do alelo paterno durante o desenvolvimento vegetativo. Figura 21.27 Mecanismos dependentes da metilação das histonas e do DNA, levando à impressão de genes expressos maternalmente em Arabidopsis. (De Li e Berger, 2012.) das histonas 4 4. No endosperma, FIS-PRC2 provoca a metilação das histonas do alelo paterno - HER (sol vermelho). O endosperma, portanto, herda um alelo os paterno silenciado (p) e um alelo materno ativo (m), resultando na expressão monoparental impressa no endosperma. Apenas um dos alelos maternos do endosperma triploide é mostrado.

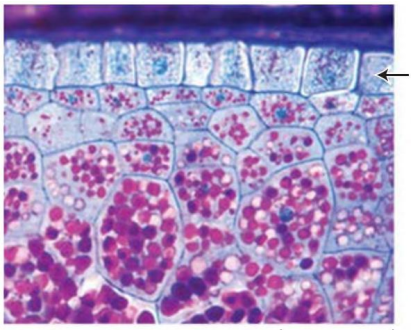
atividade plena. Após a fecundação dupla, a metilação das histonas por FIS-PRC2 completa a inativação do alelo paterno, enquanto os dois alelos maternos provenientes da célula central permanecem ativos. Conforme observado anteriormente, o efeito materno das mutações dos genes FIS indica que os eventos iniciais da formação da semente estão sob controle do progenitor feminino. O papel dos genes FIS no desenvolvimento do endosperma indica que o controle materno é exercido sobre a alocação de nutrientes para o embrião. Por isso, é intrigante que os homólogos humanos dos genes FIS estejam envolvidos no controle do desenvolvimento placentário, um tecido que também fornece suporte nutricional para o embrião em crescimento. As células do endosperma amiláceo e da camada de aleurona seguem rotas de desenvolvimento divergentes Enquanto as sementes de muitas espécies armazenam proteínas e óleos, o endosperma de cereais armazena grandes quantidades de amido. O endosperma amiláceo é um tecido único, representando a maior parte do endosperma em grãos de cereais (ver Figura 21.23). Como o nome sugere, a principal rota metabólica no endosperma amiláceo é a biossíntese do amido: a molécula precursora, ADP-glicose, é sintetizada no citosol e, a seguir, levada ao amiloplasto, onde é polimerizada enzimaticamente em amilose e amilopectina (ver Capítulo 8). O endosperma amiláceo de cereais contém também proteínas de reserva, que são depositadas em vacúolos de reserva de proteínas. A endorreduplicação que resulta em quantidades extremamente altas de DNA parece desempenhar um papel crucial no desenvolvimento do endosperma amiláceo. No milho, por exemplo, o conteúdo de DNA pode alcançar 96C — isto é, 96 vezes a quantidade presente no núcleo haploide. A endorreduplicação começa durante o depósito da reserva, e a acumulação de DNA impede a subsequente divisão nuclear ou celular. O endosperma amiláceo dos cereais é morto na maturidade devido à morte celular programada, um evento vinculado à rota de sinalização do etileno. No mutante do milho shrunken2, que apresenta superprodução de etileno, a morte celular endospérmica é acelerada. Conforme discutido no Capítulo 18, a camada de aleurona (a[s] camada[s] mais externa[s] do endosperma) atua durante o início do crescimento da plântula, mobilizando reservas de amido e de proteínas no endosperma amiláceo mediante produção de uma a-

amilase, protease e outras hidrolases, em resposta às giberelinas produzidas pelo embrião. O milho e o trigo têm uma camada de células de aleurona, o arroz possui de uma a várias camadas, e a cevada tem três camadas. Nos grãos de cereais, a camada de aleurona é apenas uma parte do endosperma que pode se tornar pigmentada. 649 As células da aleurona tornam-se morfologicamente distintas no endosperma da cevada oito dias após a polinização, semelhante a outros cereais. Evidências citológicas sugerem que o destino das células da aleurona é especificado precocemente, após a primeira divisão nuclear dos núcleos alveolares. A base para essa conclusão é que, nesse estágio, as células precursoras da aleurona exibem um arranjo de microtúbulos corticais semelhante a uma argola que as distingue das células que irão se tornar o endosperma amiláceo. Dois genes, DEK1 e CR4, têm sido envolvidos na diferenciação da camada de aleurona A diferenciação da camada de aleurona está sob o controle de vários genes reguladores. Por exemplo, a mutação de perda de função no gene do milho DEFECTIVE KERNELI (DEK1) resulta na produção de sementes sem camadas de aleurona (comparar Figura 21.28A e B). Quando o promotor do gene VIVIPAROUSI (Vp1), que é expresso especificamente na camada de aleurona, foi fusionado ao gene GUS e usado com um repórter para células de aleurona (transgene Vpi:GUS), o grão do tipo selvagem contendo o transgene mostrou uma reação de cor azul, indicando a presença da camada de aleurona (Figura 21.28C), ao passo que a semente do mutante dek1 contendo o mesmo transgene não mostrou essa reação (Figura 21.28D). Efeitos semelhantes de mutações de dek1 foram registrados em sementes de Arabidopsis e arroz. O gene DEK1 codifica uma grande e complexa proteína integral de membrana que se localiza na membrana plasmática. Uma alça extracelular nessa estrutura sugere que a proteína DEK1 tenha o potencial de interagir com moléculas extracelulares, incluindo ligantes de sinalização. A proteína CRINKLY4 (CR4) é um receptor do tipo quinase que também atua como um regulador positivo do destino da célula de aleurona. Mutantes homozigotos para a mutação cr4 recessiva mostram trechos esporádicos sem uma camada de aleurona. Os fenótipos dos mutantes cr4 lembram os de um alelo fraco de DEK1. Até agora, as evidências sugerem que CR4 atua a jusante de DEK]1, e estudos de imunolocalização têm mostrado que as proteínas DEK1 e CR4 estão juntas na membrana plasmática. Parece haver uma

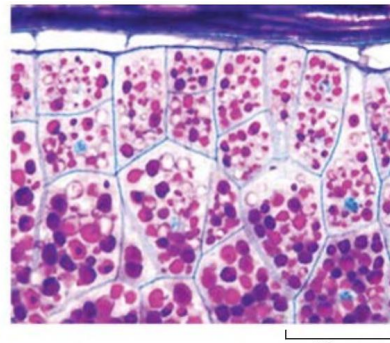
conexão funcional entre a camada de aleurona do endosperma e a epiderme de folhas. Isso se tornou evidente primeiro no mutante cr4 do milho, que rompe a especificação da camada de aleurona e também altera a epiderme foliar de diversas maneiras: as células com frequência têm formas irregulares, com cutículas pouco desenvolvidas, e a epiderme às vezes contém múltiplas camadas celulares. De modo semelhante, os alelos fracos de dek1 têm um efeito pronunciado sobre a epiderme foliar de milho, arroz e Arabidopsis. Embora um avanço significativo tenha sido feito na identificação de genes implicados no desenvolvimento celular da aleurona, as rotas de sinalização envolvidas em sua diferenciação não foram solucionadas.

650 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 21.28 Uma mutação de perda de função no gene DEFECTIVE KERNEL1 (DEK1) do milho (A) resulta na produção de sementes sem camadas de aleurona. Tipo selvagem (A e C) e mutante dek7 (Be D). As células endospérmicas amiláceas são preenchidas com grãos de amido, que estão corados de rosa. A seta em A destaca a camada de aleurona com citoplasma granular denso e células cuboides. A camada de aleurona não está presente no mutante dek7, e suas células superficiais têm identidade de endosperma amiláceo. (C e D) Um transgene VP7:GUS é um marcador para células de aleurona. O endosperma do tipo selvagem mostra atividade de B-glucuronidase (GUS) específica de aleurona (cor azul), ao passo que o marcador não é expresso no mutante dek7. (De Becraft e Yi, 2011.) + Transgene VP7:GUS Desenvolvimento da casca da semente Em resposta à fecundação, em 2 a 3 semanas a casca da semente de Arabidopsis se diferencia das células dos tegumentos do rudimento seminal derivados maternalmente (Figura 21.29). As células de ambas as camadas do tegumento externo e as três camadas do tegumento interno entram em um período drástico de crescimento nos primeiros dias após a fecundação por meio de divisão e expansão celulares (ver Figura 21.31B). As cinco camadas celulares resultantes passam por um dos quatro destinos distintos. As células da camada mais interna, derivadas do endotélio do rudimento seminal, sintetizam pró-antocianidinas, compostos de flavonoides, também conhecidos como taninos condensados (ver Apêndice 4 na internet). Esses compostos acumulam-se no vacúolo central das células endoteliais durante a primeira semana após a fecundação e, mais tarde, tornam-se oxidados, conferindo uma cor marrom às células diferenciadas (cujo conjunto é conhecido como camada celular pigmentada) e à casca da semente como um todo. As células das outras duas camadas do tegumento interno, ao contrário, não exibem diferenciação, cedo sofrem morte celular programada e são comprimidas à medida que a semente se desenvolve (ver Figura 21.29D e E). As células de ambas as camadas do tegumento externo acumulam amido nos amiloplastos durante a fase de crescimento inicial (ver Figura 21.29B), antes da divergência de seus destinos. A camada subepidérmica (camada 2), que se diferencia em células paliçádicas, produz uma parede espessada no lado tangencial interno das células Tipo selvagem (B)

Endosperma do milho Mutante dek1 | Lois 50 um 50 um + Transgene VP7:GUS (ver Figura 21.29C-E). As células da camada epidérmica (camada 1) sintetizam e secretam uma grande quantidade de mucilagem (uma parede celular secundária especializada que contém um pouco de pectina) para o apoplasto, especificamente na junção das paredes celulares radial e tangencial externa (ver Figura 21.290). A mucilagem hidratada proporciona um ambiente úmido para a germinação da semente e proteção de substâncias químicas que podem estar presentes no intestino de um animal. Além disso, as paredes celulares secundárias das duas camadas externas fornecem proteção para o embrião, e os taninos podem ser tóxicos a intrusos. Após a síntese de mucilagem, é depositada uma parede celular secundária celulósica que preenche completamente o espaço ocupado pela coluna citoplasmática, formando a columela (ver Figura 21.29 D e E). Durante os últimos estágios de desenvolvimento da semente, as células de todas as camadas remanescentes da casca morrem. A estrutura das células epidérmicas é preservada pela columela, e as camadas remanescentes são comprimidas no final da maturação da semente. As proantocianidinas aparentemente são liberadas das células endoteliais e impregnam as três camadas celulares internas durante esse período (ver Figura 21.29E). O desenvolvimento da casca da semente parece ser regulado pelo endosperma O crescimento e a diferenciação da casca da semente são iniciados na fecundação e normalmente prosseguem de maneira coordenada com o desenvolvimento do embrião



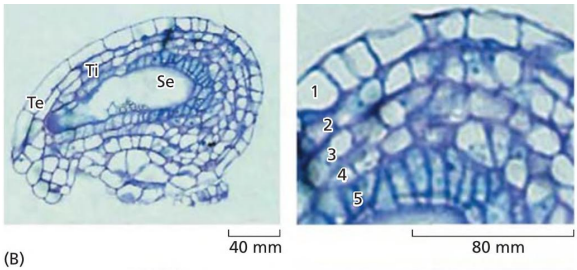
(C)



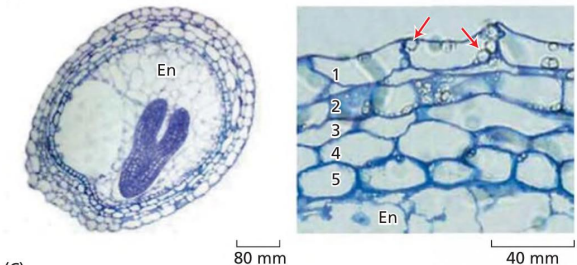
(D)

Figura 21.29 Desenvolvimento dos tegumentos do rudimento seminal para dentro da casca da semente de Arabidopsis, sucedendo a fecundação. São mostrados vários estágios (A-E) do desenvolvimento da semente inteira (esquerda) e detalhe da casca em desenvolvimento (direita). (A) Antes da fecundação. (B) Cinco dias após a fecundação. As duas camadas do tegumento externo do rudimento seminal (1 e 2) e as três camadas do tegumento interno (3-5) cresceram. (C-D) Dez dias após a fecundação. As células das camadas individuais quase completaram a diferenciação em tipos celulares especializados, incluindo endotélio (5), paliçada (2) e epiderme (1). (E) Quinze dias (maturidade da semente). As células de todas as cinco camadas estão mortas e foram comprimidas, com exceção da epiderme, cuja forma é mantida pela parede celular secundária espessa da columela. As setas vermelhas indicam plastídios contendo amido (em B) e mucilagem no apoplasto (em C). As setas verdes indicam a parede celular secundária da paliçada (em Ce D). Al, aleurona do endosperma; Em, embrião; En, endosperma; Se, saco embrionário; Ti, tegumento interno; Te, tegumento externo. (De Haughn e Chaudhury, 2005.) e do endosperma. Uma vez que a casca envolve a semente, seu crescimento em área de superfície deve ser coordenado com o crescimento do embrião e do endosperma, para que a semente alcance seu tamanho maduro. O tamanho da semente será reduzido se a sua casca não conseguir se expandir. O gene TRANSPARENT TESTA GLABRA?2 (TTG2), por exemplo, regula positivamente a biossíntese de proantocianidinas, bem como a expansão da casca da semente. Como consequência, os mutantes ttg? de perda de função têm sementes menores, presumivelmente porque o embrião e o endosperma são comprimidos mecanicamente pela casca da semente durante o desenvolvimento. Inversamente, mutações no gene HAIKU resultam no crescimento limitado do endosperma cenocítico. Esse defeito no crescimento do endosperma também afeta o crescimento da casca da semente em desenvolvimento, de forma que o alongamento celular na casca da semente em expansão é restrito. Isso sugere que o endosperma em crescimento regule a extensão do alongamento das células do tegumento do rudimento seminal após a iniciação do desenvolvimento da casca da semente. Conforme observado anteriormente, a embriogênese é bloqueada nos mutantes fis, porém o desenvolvimento do endosperma e da

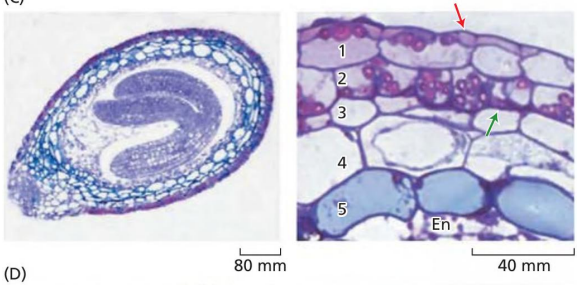
casca da semente prossegue de maneira mais ou menos normal. Desse modo, um sinal do endosperma cenocítico parece ser suficiente para iniciar o desenvolvimento da casca da semente nas células do tegumento. Mostrando a coerência dessa ideia, nenhum crescimento significativo da casca da semente ocorre nas sementes em que apenas a oosfera é fecundada; o desenvolvimento da casca da semente é fortemente inibido em sementes cujo endosperma foi destruído de modo experimental. Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos Casca da semente (A) Semente inteira 651


Te
Ti
Se
1
2
3
4
5
40 mm
80 mm

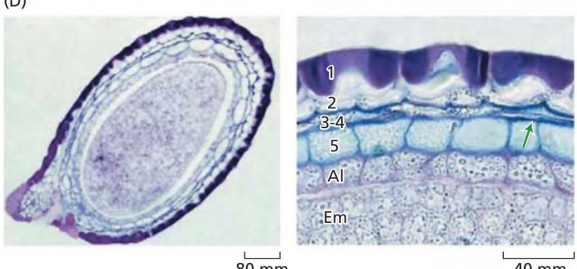
(B)


En
1
2
3
4
5
En
80 mm
40 mm

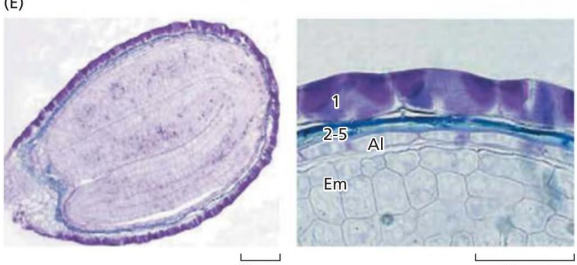
(C)


1
2
3
4
5
En
80 mm
40 mm

(D)


1
2
3-4
5
Al
Em
80 mm
40 mm

(E)


1
2-5
Al
Em
80 mm
40 mm

Maturação da semente e tolerância à dessecação Até agora, discutiram-se a diferenciação histológica na semente e o depósito de reservas. A fase final do desenvolvimento da semente é denominada maturação. Para muitas espécies, a maturação também abrange a aquisição de tolerância à dessecação. Isso envolve a perda evaporativa de água para a produção de uma semente seca, um pré-requisito para o estado quiescente que precede a germinação em muitas espécies vegetais. Isso também é correlacionado à longevidade da semente, ou seja, sua capacidade de permanecer viável no estado seco por longos períodos. A denominação semente ortodoxa tem sido usada para designar as sementes que podem tolerar a dessecação e são armazenáveis no estado seco por períodos variáveis, dependendo da espécie. A semente ortodoxa campeã mundial é a da tamareira (Phoenix dactylifera), com 2 mil anos, que apresentou germinação bem-sucedida em 2005. As sementes recalcitrantes, ao contrário, são aquelas liberadas pela planta com um conteúdo de água relativamente alto e metabolismo ativo. Diferente das sementes ortodoxas, as sementes recalcitrantes deterioram na desidratação e não sobrevivem à armazenagem. A mangueira e o abacateiro são exemplos de plantas com sementes recalcitrantes. As fases de enchimento e tolerância à dessecação da semente sobrepõem-se em muitas espécies A sincronia da tolerância à dessecação e longevidade da semente, em relação à conquista de seu tamanho maduro e dispersão, varia conforme a espécie. Para a maioria das espécies, a aquisição da tolerância à dessecação ocorre durante o enchimento. Subsequentemente, durante o final da maturação, as sementes de maneira progressiva adquirem longevidade, que é a capacidade de permanecerem vivas no estado seco por períodos prolongados. Por exemplo, quatro estágios de crescimento e desenvolvimento da semente (embriogênese, enchimento, final da maturação e abscisão [quando se desprende da vagem]) de Medicago truncatula (família Fabaceae) são apresentados na Figura 21.30A. A embriogênese (diferenciação histológica) prossegue durante E os 10 primeiros dias após a polinização, e a partir daí começa o enchimento da semente, conforme indicado pelo aumento em sua massa seca. Simultaneamente, o conteúdo de água da semente declina (FiEmbrio- Enchimento . . sm gura 21.30B). A aquisição da

tolerância à gênese da semente Final da maturação Abscisão d ar na de didi 2 >» < >» « E a 4 essecação inicia cerca de ias após a (8) i lh polinização e sobrepõe-se ao estágio de ER J4 enchimento e às fases de desidratação se R SE da semente. A partir de 28 dias após a so e & polinização, as sementes adquirem graER “2 6% —dualmente a longevidade (capacidade E É E, ? de serem armazenadas) (Figura 21.300). ed As sementes recém-colhidas adquirem a 0 capacidade de germinar cerca de 16 dias (C) 100 130 e 80- Figura 21.30 Alterações metabólicas e físicas .g ái 38 durante a maturação da semente de Medicago So 60 é SG truncatula. O desenvolvimento da semente é diES Es 40 L Ed vidido em quatro fases principais: embriogênese, e E) 110 So enchimento, final da maturação e abscisão. (A) 2 20 - Acompanhamento temporal do desenvolvimenÉ | | ú to da semente. (B) Mudanças no conteúdo de água e massa seca (ms). (C) Aquisição de tolerân(D) 60 - cia à dessecação, medida como a porcentagem sa 58 de germinação após uma rápida secagem até a Es umidade relativa de 43%, e longevidade, deter5s 40 minada como o tempo para reduzir a viabilidade 2 soh a 50% sob condições de armazenagem a 75% SE de umidade relativa e 35ºC. (D) Alterações na Ee 20 velocidade de germinação ou dormência, deter5 2 10 minada como o tempo necessário para que 50% das sementes completem a germinação a 20ºC. 0 1 TG ro SA sm = E Em Fr Em ABS, abscisão; SM, semente matura. (De Verdier (ABS) (SM) et al., 2013.) Dias após a polinização (DAP)

após a polinização. Entre 22 e 32 dias após a polinização, a capacidade de completar a germinação aumenta em 50%; depois disso, a germinação diminui em 10% devido ao início da dormência (Figura 21.30D) (a dormência da semente é discutida no Capítulo 18). Contudo, essa dormência pode ser quebrada pela armazenagem seca por seis meses (após o amadurecimento), após o que as sementes completamente maduras germinam em 24 horas. A conquista da tolerância à dessecação envolve muitas rotas metabólicas Nas sementes ortodoxas, a dessecação envolve mais do que apenas o processo físico. Ela está associada a padrões distintos de expressão gênica e metabolismo que afetam múltiplos processos fisiológicos, incluindo a dormência, a pós-maturação e a germinação. Durante a metade até o final da embriogênese de sementes ortodoxas, quando seu conteúdo de ácido abscísico (ABA) é mais alto (ver Capítulo 18), são ativados múltiplos processos metabólicos que contribuem para a conquista de tolerância à dessecação. Em Arabidopsis, os padrões de expressão de mais de 6.900 genes, cerca de um terço do genoma, modificam-se durante esse período. Os principais processos metabólicos que são ativados como consequência abrangem: * Acumulação de dissacarídeos e oligossacarídeos * Síntese de proteínas de reserva º Síntese de proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA, de late embryogenesis abundant) º Síntese de pequenas proteínas de choque térmico (smHSPs, de small heat shock proteins) e Ativação de defesas antioxidativas e Mudanças na estrutura física das células e Aumento gradual na densidade celular Durante a conquista de tolerância à dessecação, as células do embrião adquirem um estado vítreo A dessecação pode danificar fortemente as membranas e outros constituintes celulares (ver Capítulo 24). As sementes maduras têm 0,1 g de água por g! de massa seca, com potenciais hídricos entre -350 e -50 MPa. À medida que as sementes começam a desidratar, os embriões acumulam açúcares e um conjunto específico de proteínas. Acredita-se que esses grupos de moléculas interajam, produzindo um estado vítreo. Em geral, um vidro é definido como um estado amorfo e metastável que lembra um material sólido, quebradiço, mas retém a desordem e as propriedades físicas do estado líquido. Os vidros biológicos são líquidos altamente viscosos com velocidades de difusão molecular

muito baixas, razão pela qual podem participar apenas de reações químicas limitadas. Uma vez que os açúcares redutores como a sacarose, a rafinose e a estaquiose acumulam-se durante os estágios finais da germinação da semente, inicialmente assumiu-se que eles eram os responsáveis principais pela formação do vidro celular. No entanto, as propriedades físicas dos açúcares do vidro são significativamente diferentes das encontradas em 653 embriões dessecados, ensejando a hipótese de que, para a formação do vidro nas sementes, são necessárias proteínas, especificamente proteínas LEA (ver próxima seção). Proteínas abundantes na embriogênese tardia e açúcares não redutores têm sido implicados na tolerância à dessecação das sementes As proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA) são proteínas pequenas, hidrofílicas, amplamente desordenadas e termoestáveis, sintetizadas em sementes ortodoxas durante a metade para o final da maturação e em tecidos vegetativos em resposta ao estresse osmótica. Acredita-se que elas tenham uma gama de funções protetoras contra dessecação com eficiências diferentes, incluindo ligação iônica, atividade antioxidante, tamponamento da hidratação, além de estabilização proteica e de membranas. Desde que as proteínas LEA foram descritas pela primeira vez no início da década de 1980, em sementes do algodoeiro, proteínas aparentadas têm sido identificadas em sementes e grãos de pólen de outras espécies vegetais, assim como em bactérias, cianobactérias e alguns invertebrados; em levedura transgênica, demonstrou-se que as proteínas LEA aumentam a osmotolerância. A capacidade de "plantas da ressurreição" (p. ex. Craterostigma plantagineum) de sobreviver à dessecação extrema tem sido vinculada à acumulação de proteínas LEA. Além disso, as proteínas LEA podem exercer um papel na resposta ao estresse pelo congelamento e pela salinidade, os quais envolvem desidratação celular (ver Capítulo 24). As proteínas LEA, na maioria, mostram um viés em sua composição de aminoácidos — resultando em hidrofilicidade elevada — e são relacionadas a um grupo de proteínas denominadas deidrinas. Contudo, uma característica distintiva das deidrinas é seu conteúdo elevado de glicina, e, como nem todas as proteínas LEA apresentam essa propriedade, as deidrinas e proteínas relacionadas são consideradas subconjuntos da família de proteínas LEA, que compreende nove grupos. Uma característica-chave das proteínas LEA é sua capacidade de formar ligações de hidrogênio com

sacarose. Uma vez que os açúcares se acumulam durante a maturação da semente, acredita-se que as proteínas LEA interajam com a sacarose e outros dissacarídeos e oligossacarídeos para formar um estado vítreo requerido para a tolerância à dessecação. Proteínas abundantes na embriogênese tardia específicas têm sido envolvidas na tolerância à dessecação em Medicago truncatula Considerando-se que as proteínas LEA são uma classe heterogênea de proteínas, a pergunta se existem proteínas LEA específicas envolvidas na determinação da formação do estado vítreo permanece em pauta. Usando uma abordagem proteômica, os pesquisadores identificaram um subconjunto de proteínas LEA em sementes de Medicago truncatula, que se correlaciona com a sobrevivência no estado seco, tornando-as possíveis candidatas à estabilização no estado

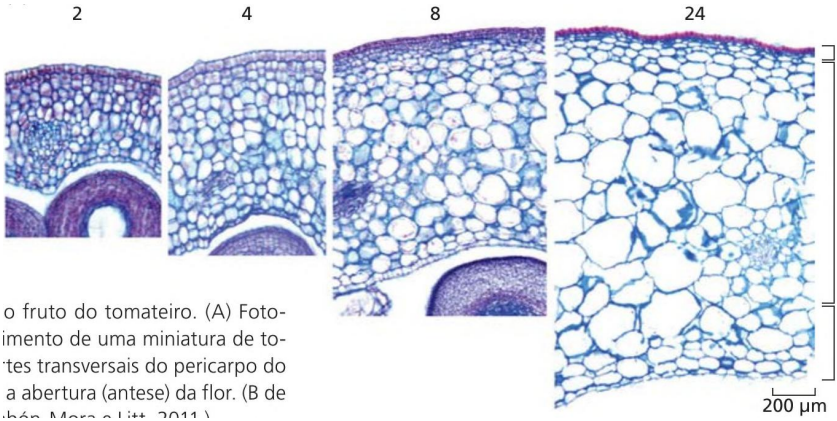
654 Unidade III e Crescimento e Desenvolvimento At — W T Nível do tipo selvagem — [e] para M. truncatula do tipo selvagem o 9.) T Abundância de proteínas LEA normalizada In. * * 0,0 Proteínas LEA Específicas de sementes DEM Eme E D34.1 DP pM25 E sBr6s Ermis Ermo Não específicas de sementes Elmp2 FI CAPLEA EBDHN3 HD1131 C. australe Figura 21.31 Perfil de proteínas LEA em cotilédones de Castanospermum australe e em sementes de mutantes Mtabi3-1 sensíveis à dessecação, em comparação com sementes do tipo selvagem de Medicago truncatula tolerantes à dessecação — um valor de 1 corresponde a valores do tipo selvagem (C. australe e Mtabi3-1). vítreo. Dos 38 polipeptídeos de LEA detectados em sementes maduras de M. truncatula, um pequeno subconjunto deles acumula-se especificamente durante a conquista da tolerância à dessecação, enquanto um subconjunto diferente se acumula durante a conquista da longevidade da semente. Em outro estudo, as proteínas LEA de sementes recalcitrantes e ortodoxas foram comparadas, para determinar se algumas daquelas expressas em sementes ortodoxas não estavam presentes nas sementes recalcitrantes (Figura 21.31). Sementes do tipo selvagem de M. truncatula foram usadas como representantes de sementes ortodoxas. Dois tipos de sementes recalcitrantes foram usados: “black bean” (Castanospermum australe), também da família Fabaceae, e o mutante Mtabi3-1 de M. truncatula insensível ao ABA, que não consegue desenvolver resistência à dessecação durante a germinação da semente. Todas as proteínas LEA específicas de sementes e algumas das proteínas LEA não específicas foram encontradas em quantidades muito menores em ambos os tipos de sementes recalcitrantes do que na semente ortodoxa, implicando fortemente essas proteínas LEA na conquista de tolerância à dessecação. O ácido abscísico exerce um papel-chave na maturação da semente Conforme foi visto na seção anterior, os mutantes de M. truncatula insensíveis ao ABA não conseguem desenvolver tolerância à dessecação e, portanto, são recalcitrantes. A síntese de proteínas LEA, proteínas de reserva e lipídeos é promovida pelo ABA, conforme demonstrado por estudos fisiológicos e genéticos em embriões cultivados pertencentes a muitas espécies. Os mutantes deficientes em ABA não conseguem acumular essas proteínas. Além disso, a síntese de algumas proteínas LEA, ou de membros da família aparentados, pode ser

induzida em tecidos vegetaMtabi3-1 As barras vermelhas, amarelas e verdes representam diferentes proteínas LEA expressas especificamente apenas na semente, ao passo que as barras azuis são proteínas LEA que são expressas por toda a planta. Os polipeptídeos não detectados estão indicados por asteriscos. (De Delahaie et al., 2013.) tivos por tratamento com ABA. Esses resultados sugerem que a síntese de muitas proteínas LEA está sob controle do ABA durante a germinação da semente. Conforme discutido no Capítulo 15, o ABA induz mudanças no metabolismo celular por ativação, direta ou indireta, de uma rede de fatores de transcrição. Em especial, ABIS3 induz a síntese de proteínas de reserva e proteínas LEA, mediante interações com fatores de transcrição bZIP, como ABI5. Uma análise da rede reguladora de genes em sementes de M. truncatula demonstrou que os genes ABI5 ocupam uma posição central na rede reguladora e estão altamente conectados aos genes LEA e de tolerância à dessecação. Portanto, ABI3 e ABI5, em conjunto com vários outros genes, são os componentes centrais da rota de sinalização do ABA específico de sementes que regula a sobrevivência no estado seco. A dormência imposta pela casca está correlacionada com a viabilidade a longo prazo da semente As sementes de muitas espécies herbáceas, como algodoeiro, quiabo e soja, permanecem viáveis se armazenadas por apenas 1 a 2 anos. Outras, como o pepino e o aipo, permanecem viáveis por até cinco anos. Em 1879, W. J. Beal iniciou o experimento de maior duração sobre a longevidade da semente, enterrando sementes de 21 espécies diferentes em frascos destampados, no topo de uma colina arenosa nas proximidades do Michigan Agricultural College em East Lansing. Após 120 anos (no ano 2000), apenas uma espécie, o verbasco (Verbascum blattaria), permanecia viável. Todavia, essa não é, de forma alguma, a longevidade máxima de sementes. Por exemplo, as sementes de cana-flor-de-lírio (Canna compacta) aparentemente podem viver por pelo menos 600 anos, enquanto as sementes sobrevi

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos Estame | Rudimento, Estigma seminal seminal Flor da ervilha Estigma pe Semente Fruto da ervilha Flor da framboesa (drupéola) Fruto da framboesa ventes autenticadas mais antigas são as do lótus sagrado, indiano ou asiático (Nelumbo nucifera), com cerca de 1.300 anos, e as da tamareira (Phoenix dactylifera), encontradas enterradas em Masada, Israel, com 2 mil anos. As sementes mais longevas conhecidas (do lótus indiano e da tamareira) possuem cascas altamente impermeáveis, sugerindo que a dormência imposta pela casca está associada à viabilidade de longo prazo. Contudo, muitas sementes ortodoxas podem ser armazenadas por um tempo longo sob condições de banco de sementes em temperatura baixa. Desenvolvimento e amadurecimento do fruto Os frutos verdadeiros são encontrados somente nas angiospermas. Na realidade, os frutos são uma característica definidora das angiospermas, pois angio significa “vaso” ou “recipiente” em grego, e sperma significa “semente”. Tipos de frutos diversos estão representados em fósseis do início do Cretáceo, incluindo nozes e frutos carnosos (drupas e bagas). Os frutos em geral são derivados de um ovário maduro contendo sementes, mas eles podem também incluir uma diversidade de outros tecidos. Por exemplo, a parte carnosa do morango é, de fato, o receptáculo, ao passo que os frutos verdadeiros são os aquênios (secos) embebidos nesse tecido. Os frutos são as unidades de dispersão das sementes e podem ser agrupados de acordo com diversas características (ver Tópico 21.7 na internet). Com base em sua composição e seu conteúdo de umidade, eles podem ser secos ou carnosos. Se o fruto fender-se para liberar suas sementes, ele é denominado deiscente. Os frutos carnosos, com os quais as pessoas estão mais familiarizadas, são indeiscentes e ocorrem em diversas formas. Tomates, bananas e uvas são definidos botanicamente como bagas, nas quais as sementes estão embebidas em uma massa carnosa; pêssegos, ameixas, damascos e amêndoas são classificados como drupas, nas quais as sementes são envolvidas por 655 Figura 21.32 Três tipos de ; frutos e suas flores: ervilha, framj boesa e pera. Estame seminal receptáculo) E nao AMA Ovário (no Flor da pereira Receptáculo x (x Semente Fruto da pereira um endocarpo duro. Maçãs e peras são pomos, nos quais o tecido comestível é derivado de estruturas acessórias, como partes florais ou o receptáculo. Os frutos podem

ser também definidos como simples, com um ovário maduro único ou composto, como em avelãs, Arabidopsis e tomates. Alternativamente, podem ser agregados, em que as flores têm carpelos múltiplos que não são unidos, como na framboesa. Por fim, eles podem ser múltiplos, em que o fruto é formado de um agrupamento de flores e cada uma delas produz um fruto, como no abacaxi. A Figura 21.32 apresenta alguns exemplos de tipos de frutos carnosos e secos. A mudança no desenvolvimento que transforma o pistilo no fruto em crescimento depende da fecundação dos rudimentos seminais. Na maioria das angiospermas, o gineceu senesce e morre se não for fecundado. Arabidopsis e tomateiro são sistemas-modelo para o estudo do desenvolvimento do fruto Arabidopsis tem sido uma planta-modelo fundamental para o estudo de frutos secos, deiscentes. O gineceu de Arabidopsis surge da fusão de dois carpelos, referidos coletivamente como pistilo, e forma-se no centro da flor. Em Arabidopsis e muitos outros membros das Brassicaceae, desenvolvem-se diversos tecidos do fruto, incluindo as paredes do carpelo ou pericarpo (conhecidas também como valvas), um replo central (um falso septo) e margens das valvas que se formam nas bordas das valvas e do replo (Figura 21.33). Em Arabidopsis, as margens das valvas diferenciam-se em zonas que participarão na deiscência; nas margens ocorrerá a abertura do fruto. Os frutos secos possuem relativamente poucas camadas celulares nas paredes do carpelo; algumas dessas camadas podem ser lignificadas, em especial em áreas associadas à deiscência do fruto. Muito do que se conhece sobre frutos carnosos, indeiscentes, provém de trabalhos sobre o tomateiro (Solanum lycopersicum), um membro da família Solanaceae (Figura 21.34A). No tomateiro, como em Arabidopsis,

656 Unidade Ill + Crescimento e Desenvolvimento (A) (B) (6) Margem da valva Trato R transmissor 4035 Rudimento seminal Placenta Mediano 500 um PII T, Figura 21.33 (A) Imagem colorida artificialmente do gineceu de Arabidopsis ao microscópio eletrônico de varredura (MEV): estigma (amarelo), estilete (azul), valvas (verde), replo (vermelho) e margens das valvas (turquesa). (B) Gineceu e desenvolvimento da síliqua de Brassica rapa. (C) Corte transversal da síligua madura de B. rapa. (D) Corte da parede de uma valva da síliqua de B. rapa, mostrando três camadas de tecidos. ab, face abaxial da valva; ad, face adaxial da valva. (A, Ce D de Seymour et al., 2013; B cortesia de Lars Gstergaard.) Exocarpo Mesocarpo Endocarpo Sequência Divisão de frutos celular Figura 21.34 Crescimento do fruto do tomateiro. (A) Fotografias de estágios do desenvolvimento de uma miniatura de tomate. (B) Fotomicrografias de cortes transversais do pericarpo do tomate aos 2, 4, 8 e 24 dias após a abertura (antese) da flor. (B de Seymour et al., 2013, segundo Pabón-Mora e Litt, 2011.) Expansão celular Dias após a antese Amadurecimento =] Exocarpo Mesocarpo Endocarpo



o fruto do tomateiro. (A) Foto-
imento de uma miniatura de to-
tes transversais do pericarpo do
a abertura (antese) da flor. (B de
bón-Mora e Litt, 2011.)

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos
Figura 21.35 A fitoeno sintase exerce um papel na produção de licopeno no pericarpo do tomate. O tomate à esquerda é um tipo selvagem, fruto maduro vermelho. O tomate à direita tem níveis reduzidos de expressão do gene para fitoeno sintase, razão pela qual não consegue acumular o pigmento vermelho licopeno. (Imagens cedidas por R. G. Fray; ver também Fray e Grierson, 1993.) o fruto é derivado da fusão de carpelos. As paredes do carpelo são chamadas de pericarpo (equivalente às valvas em Arabidopsis), e as sementes são fixadas à placenta. Diferentemente dos frutos de Arabidopsis, os frutos do tomateiro são indeiscentes e os carpelos permanecem completamente fusionados. Nos frutos carnosos, a divisão celular geralmente é seguida por expressiva expansão celular (Figura 21.34B). Em algumas variedades de tomateiro, por exemplo, os diâmetros das células do pericarpo podem alcançar 0,5 mm. Foi demonstrado que cerca de 30 loci genéticos, denominados loci de caracteres quantitativos (OTLs, de quantitative trait loci), controlam o tamanho do fruto do tomateiro, e vários genes que compõem esses QTLs foram clonados. Um locus (Fw2.2) codifica uma proteína específica da planta e específica do fruto; essa proteína regula a divisão celular no fruto e, portanto, afeta seu tamanho. Alguns frutos carnosos também têm paredes celulares lignificadas, como o endocarpo duro (“pedra” ou “caroço”) das drupas (p. ex. pêssego). Os frutos carnosos passam por amadurecimento O amadurecimento de frutos carnosos refere-se às mudanças que os tornam atraentes (para seres humanos e outros animais) e prontos para o consumo. Em geral, essas mudanças abrangem desenvolvimento da cor, amolecimento, hidrólise do amido, acumulação de açúcares, produção de compostos do aroma e desaparecimento de ácidos orgânicos e compostos fenólicos, incluindo os taninos. Os frutos secos não passam por um verdadeiro processo de amadurecimento, mas, como será discutido mais adiante, muitas das mesmas famílias de genes que controlam a deiscência em frutos secos parecem ter sido recrutadas para novas funções no amadurecimento de frutos carnosos. Devido à importância dos frutos na agricultura e seus benefícios para a saúde, a imensa maioria dos estudos sobre amadurecimento tem contemplado os frutos comestíveis. O tomate é o modelo estabelecido para estudar o 657 amadurecimento de frutos, pois ele

provou ser altamente receptivo a estudos bioquímicos, moleculares e genéticos sobre o mecanismo desse processo. O amadurecimento envolve mudanças na cor do fruto Os frutos amadurecem do verde para um espectro de cores, abrangendo vermelho, laranja, amarelo, roxo e azul. Os pigmentos envolvidos não apenas afetam o apelo visual do fruto, mas também o sabor e o aroma, e são conhecidos pelos benefícios à saúde humana. Os frutos geralmente contêm uma mistura de pigmentos: verde, nas clorofilas; amarelo, laranja e vermelho, nos carotenoides; vermelho, azul e violeta, nas antocianinas; amarelo, nos flavonoides. A perda do pigmento verde no início do amadurecimento é causada pela degradação da clorofila e a conversão de cloroplastos em cromoplastos, que atuam como sítio para a acumulação de carotenoides (ver Capítulo 1). Os carotenoides são responsáveis pela cor vermelha dos frutos do tomateiro. Durante o amadurecimento do tomate, a concentração de carotenoides aumenta entre 10 e 14 vezes, principalmente devido à acumulação de licopeno, um pigmento vermelho intenso. O amadurecimento do fruto envolve a biossíntese ativa de carotenoides, os precursores químicos dos quais são sintetizados nos plastídios. A primeira etapa envolvida é a formação do fitoeno (molécula incolor) pela enzima fitoeno sintase. No tomate, o fitoeno é, então, convertido em licopeno, pigmento vermelho, por uma série de novas reações. Experimentos com tomates transgênicos demonstraram que o silenciamento do gene para a fitoeno sintase impede a formação de licopeno (Figura 21.35). As antocianinas são os pigmentos responsáveis pelas cores azul e púrpura de algumas bagas (Figura 21.36). As antocianinas são formadas pela rota dos fenilpropanoides; ou seja, elas são derivadas do aminoácido feniFigura 21.36 Os frutos do mirtilo acumulam mais de uma dúzia de antocianinas diferentes durante o amadurecimento, incluindo glicosídeos de malvidina, delfinidina, petunidina, cianidina e peonidina, que lhes conferem uma cor purpúrea intensa.

lalanina. Os fenilpropanoides constituem alguns dos conjuntos de metabólitos secundários mais importantes em plantas. Eles contribuem não apenas para a cor e o sabor típicos dos frutos, mas também para as características desfavoráveis, como o acastanhamento de tecidos do fruto via oxidação enzimática de compostos fenólicos por polifenóis oxidase. A base genética da biossíntese das antocianinas é relativamente bem conhecida. Em nível molecular, a biossíntese das antocianinas é regulada, via controle transcricional coordenado das enzimas na rota biossintética, por uma gama de fatores de transcrição. O amolecimento do fruto envolve a ação coordenada de muitas enzimas de degradação da parede celular O amolecimento do fruto envolve mudanças em suas paredes celulares. Na maioria dos frutos carnosos, as paredes celulares consistem em um composto semirrígido de microfibrilas de celulose — ligadas por uma rede de xiloglicanos — que é embebida em uma matriz péctica do tipo gel. No tomate, mais de 50 genes relacionados à estrutura da parede celular exibem mudanças na expressão durante o amadurecimento, indicando um conjunto altamente complexo de eventos conectados com a remodelação da parede celular durante o processo de amadurecimento. Experimentos em plantas transgênicas demonstraram que uma só enzima de degradação de parede celular não pode ser responsável por todos os aspectos do amolecimento no tomate ou em outros frutos. Parece que as mudanças de textura resultam da ação sinérgica de uma gama de enzimas de degradação de parede e que conjuntos de genes relacionados à textura conferem aos diferentes frutos suas exclusivas texturas pastosas, quebradiças ou farináceas. Contudo, mesmo no tomate, a contribuição exata de cada tipo de enzima para sua textura ainda é pouco conhecida. As alterações na cutícula que interferem na perda de água também afetam a textura e a durabilidade do fruto. Paladar e sabor refletem mudanças nos compostos de ácidos, açúcares e aroma Os frutos evoluíram para atuar como veículos na dispersão de sementes, e a maioria dos frutos carnosos consumidos pelos seres humanos passa por alterações que os tornam especialmente palatáveis para o consumo quando estão maduros. Essas mudanças químicas incluem alterações em açúcares e ácidos e a liberação de compostos do aroma. Em muitos frutos, no início do amadurecimento, o amido é

convertido em glicose e frutose, sendo os ácidos cítrico e málico também abundantes. No entanto, embora os açúcares e os ácidos sejam vitais para o paladar, os voláteis são os que realmente determinam o sabor exclusivo de frutos como o tomate. Os voláteis do sabor surgem de uma ampla gama de compostos. Alguns dos estudos mais detalhados têm sido realizados no tomate. Eles mostram que, dos cerca de 400 voláteis produzidos pelo tomate, apenas um número pequeno tem um efeito positivo sobre o sabor. Os voláteis do sabor mais importantes no tomate são derivados do catabolismo de ácidos graxos como o ácido linoleico (hexanal) e o ácido linolênico (cis-3-hexenal, cis-3-hexenol, trans-2-hexenal) via atividade da lipoxigenase. Outros voláteis importantes, incluindo 2- e 3-metilbutanal, 3-metilbutanol, fenilacetaldeído, 2-feniletanol e metil salicilato, são derivados dos aminoácidos essenciais leucina, isoleucina e fenilalanina. A terceira classe de voláteis são os apocarotenoides, derivados via clivagem oxidativa de carotenoides. Os apocarotenoides, como as B-damascenonas, são importantes no tomate, na maçã e na uva. A produção de voláteis está intimamente vinculadas ao processo de amadurecimento, mas a regulação desses eventos não é bem conhecida. Provavelmente, ela é controlada por alguns dos fatores de transcrição que mostram expressão alterada durante o amadurecimento. O vínculo causal entre etileno e amadurecimento foi demonstrado em tomates transgênicos e mutantes Há tempos, o etileno tem sido reconhecido como o hormônio que pode acelerar o amadurecimento de muitos frutos comestíveis. Todavia, a demonstração definitiva de que o etileno é necessário para o amadurecimento de frutos foi proporcionada por experimentos em que sua biossíntese era bloqueada pela inibição da expressão da ACC-sintase (ACS) ou da ACC-oxidase (ACO). Na síntese do etileno, a ACS é a enzima que participa da segunda até a última etapa, e a ACO participa das últimas etapas (ver Figura 15.22). Normalmente, duas dessas etapas na rota são rigorosamente reguladas. O silenciamento dos genes que codificam qualquer uma dessas enzimas usando construções de RNA antissenso inibe o amadurecimento em tomates transgênicos (Figura 21.37). O etileno exógeno restaura o amadurecimento normal nos frutos de tomateiros transgênicos. Outras demonstrações da necessidade do etileno para o amadurecimento de frutos vêm da análise da mutação Never-ripe (nunca maduro) no tomate. Conforme o nome indica, essa mutação bloqueia completamente o amadurecimento

dos frutos do tomateiro. A análise molecular revelou que o fenótipo Never-ripe é causado por uma mutação em um receptor do etileno que o torna incapaz de se ligar a esse hormônio. Esses resultados, em conjunto com a demonstração de que a inibição da biossíntese do etileno bloqueia o amadurecimento, forneceu uma prova inequívoca do papel do etileno no amadurecimento do fruto. A não ser o etileno, o papel dos hormônios vegetais no controle do amadurecimento é muito menos compreendido, embora auxina (ABA) e giberelinas sejam conhecidas por seu efeito sobre esse importante processo do desenvolvimento. Os frutos climatéricos e não climatéricos diferem em suas respostas ao etileno Tradicionalmente, os frutos carnosos têm sido colocados em dois grupos, definidos pela presença ou ausência de um aumento respiratório característico, denominado

(A) ACC-sintase Antissenso +CH4 Tipo selvagem Ar Ar
Figura 21.37 O silenciamento antissenso de ACC-sintase (A) e ACC-oxidase (B) inibe o amadurecimento e a senescência (C). (A) Fruto expressando um gene antissenso ACS2 (ACC SYNTHASE2), em conjunto com controles (tipo selvagem). Observe que ao ar o fruto antissenso não amadurece, mas chega à senescência após 70 dias (amarelo); o amadurecimento pode ser restaurado adicionando-se etileno externo (C,H,). (B) O gene antissenso de ACO1 (ACC OXIDASE) inibiu a síntese de etileno em cerca de 95%; o fruto amadureceu, mas o superamadurecimento e a deterioração foram consideravelmente reduzidos. (C) Além disso, a senescência foliar foi retardada na planta ACO1 antissenso. (De Oeller et al., 1991, reimpressa em Grierson, 2013.) climatérico, no início do amadurecimento. Os frutos climatéricos mostram esse aumento respiratório e também um crescimento vertiginoso da produção de etileno imediatamente antes da elevação respiratória ou coincidente com ela (Figura 21.38). Maçã, banana, abacate e tomate são exemplos de frutos climatéricos. Frutos como os cítricos e a uva, ao contrário, não exibem essas mudanças grandes na respiração e na produção de etileno, sendo chamados de frutos não climatéricos. 100 Crescimento do fruto. Respiração do fruto Durabi-— lidade 50 Mudança relativa 659 Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos (B) ACC-oxidase Antissenso Tipo selvagem Em plantas com frutos climatéricos, operam dois sistemas de produção de etileno, dependendo do estágio de desenvolvimento: * No Sistema 1, que atua no fruto climatérico imaturo, o etileno inibe sua própria biossíntese por retroalimentação negativa. No Sistema 2, que ocorre no fruto climatérico maduro e em pétalas senescentes de algumas espécies, o etileno estimula sua própria biossíntese — ou seja, ele é autocatalítico. A alça de retroalimentação positiva para a biossíntese de etileno no Sistema 2 garante que o fruto inteiro amadureça de modo uniforme uma vez começado o amadurecimento. Quando os frutos climatéricos maduros são tratados com etileno, o início do aumento climatérico e as mudan100 10 Figura 21.38 Crescimento e desenvolvimento de frutos da macieira e da pereira em relação aos efeitos do etileno e do amadurecimento. Os frutos climatéricos mostram um au(tudd) oua|1j3 op oeseJjusDuo> 0,1 0 l f I l « PRO Foqi 0 30 60 130 145 160 175 mento respiratório característico e um Dias crescimento

vertiginoso da produção | < — >| < - — de etileno imediatamente antes da Divisão celular Ampliação celular Climatérico elevação respiratória ou coincidente Maturação >| < >|< e Amadure- Senescência cimento com ela que sinaliza o início do amadurecimento. (De Dilley, 1981.)

 Tipo selvagem Ripening inhibitor ças associadas ao amadurecimento são acelerados. Por outro lado, quando frutos climatéricos imaturos são tratados com etileno, a velocidade da respiração aumenta gradualmente em função da concentração desse hormônio, mas o tratamento não desencadeia a produção de etileno endógeno ou induz o amadurecimento. O tratamento com etileno de frutos não climatéricos, como cítricos, morango e uva, não causa um aumento na respiração e não é necessário para o amadurecimento. No entanto, ele pode alterar as características do amadurecimento em algumas espécies, como a intensificação da cor dos frutos cítricos. Embora a distinção entre frutos climatéricos e não climatéricos seja uma generalização útil, alguns frutos não climatéricos também podem responder ao etileno; por exemplo, nos frutos cítricos, a cor verde é removida em resposta ao etileno exógeno. Na verdade, a distinção entre frutos climatéricos e não climatéricos pode ser menos drástica do que anteriormente se pensava, com algumas espécies exibindo comportamento contrastante dependendo do cultivar. Por exemplo, o melão (Cucumis melo) pode ser climatérico ou não climatérico, dependendo da variedade. O processo de amadurecimento é regulado transcricionalmente Vários mutantes monogenéticos do tomate, espontâneos e raros, mostram amadurecimento anormal ou a extinção completa desse processo. Entre esses mutantes, estão ripening inhibitor (rin) e Colorless non-ripening (Cnr) (Figura 21.39). O locus rin codifica o fator de transcrição MADS box designado MADS-RIN, que é induzido no início do amadurecimento, e o locus Cnr codifica o fator de transcrição CNR. O gene MADS-RIN é um membro da família gênica SEPALLATA, que também inclui genes necessários para a identidade dos órgãos florais e a determinação dos meristemas florais (ver Capítulo 20, Figura 20.29). A supressão da expressão de MADS-RIN em tomateiros transgênicos produz frutos sem amadurecimento, e a complementação do mutante rin com o gene MADS-RIN corrige o mutante rin, demonstrando que MADS-RIN é necessário para o amadurecimento normal. MADS-RIN interage com os promotores dos genes da ACC -sintase, sugerindo que ele regula a biossíntese de etileno (ver Capítulo 15). MADS-RIN também se liga às regiões reguladoras de numerosos genes relacionados ao amadurecimento para controlar diretamente sua expresColorless non-ripening Figura

21.39 Nos mutantes do tomateiro, ripening inhibitor (rin) e Colorless non-ripening (Cnr), a mutação impede o amadurecimento normal. (Cortesia de G. B. Seymour, University of Nottingham.) são (Figura 21.404). Esses incluem genes que codificam proteínas envolvidas no metabolismo da parede celular, como poligalacturonase, galactanase e expansinas; proteínas envolvidas na formação de carotenoides, como fitoeno sintase, e aquelas envolvidas na biossíntese do aroma, como lipoxigenase e álcool desidrogenase. Foi demonstrado que a ligação de MADS-RIN aos promotores dos genes da ACC-sintase e outros genes-alvo depende do fator de transcrição CNR já citado. Parece provável que a sinalização do etileno e MADS-RIN atuem sinergicamente para promover o amadurecimento normal. Desde a clonagem dos genes que fundamentam as mutações rin e Cnr, tem sido descrito um grande número de outros genes codificadores de fatores de transcrição requeridos para o amadurecimento. Esses genes reguladores do amadurecimento são envolvidos em uma rede com efetores a jusante para promover a biossíntese de etileno e as mudanças bioquímicas associadas ao amadurecimento. As angiospermas compartilham uma gama de mecanismos moleculares comuns que controlam o desenvolvimento e o amadurecimento do fruto Os genes MADS box estão envolvidos no controle do amadurecimento de uma ampla diversidade de frutos carnosos, além do tomate. Esses incluem a banana, o morango e o arando. Os genes MADS box também são importantes no desenvolvimento e na maturação de frutos secos e no controle do processo de deiscência (Figura 21.40B). Na verdade, os genes SHATTERPROOF (SHP) e FRUITFULL (FUL) de Arabidopsis provavelmente são ortólogos de TAGL1 e TDR4 do tomate. Existem dois genes SHP em Arabidopsis, e o silenciamento de ambos leva a frutos indeiscentes. O gene FUL é necessário para a manutenção da identidade das valvas da síliqua. Nos mutantes ful, os genes SHP são expressos ectopicamente no tecido da valva. Assim, FUL especifica o destino celular da valva, pelo menos em parte, pela repressão da expressão dos genes da identidade da margem da valva no tecido valvar. Os genes SHP regulam positivamente a expressão de outro fator de transcrição, conhecido como INDEHISCENT (IND). Os aumentos na expressão do gene IND são vinculados a alterações nos níveis de auxina na zona da deiscência e suprarregulação (up regulation) das enzimas da degradação da parede celular, como a poligalacturonase. A

identidade dos tecidos do replo no

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos TAGL1 TDR4 PSY1 (SHP) (FUL) Ed LOXC Figura 21.40 Rede de amadurecimento em frutos carnosos e comparação com eventos na deiscência de frutos secos. (A) Principais reguladores conhecidos no amadurecimento do tomate. Os retângulos azuis são fatores de transcrição; as indicações em vermelho são de genes onde os ortólogos são também encontrados em frutos secos deiscentes. Os efetores a jusante são mostrados em retângulos brancos. As linhas contínuas entre RIN e outros genes indicam ativação, enquanto as linhas tracejadas indicam possível ativação. A linha vermelha entre AP2 e CNR indica repressão. (B) Síliqua de Brassica rapa (à direita) e zona de deiscência (à esquerda), ilustrando uma rede de genes de um fruto seco. (A imagem do tomate com amadurecimento inibido por tiossulfato de prata no lado esquerdo foi cedida por Don Grierson e Kevin Davies; segundo Seymour et al., 2013.) lado mediano das margens das valvas é mantida pela expressão de REPLUMLESS (RPL), e foi demonstrado que o gene homeótico floral AP2 reprime o desenvolvimento do replo (ver Figura 21.40B). Portanto, fica evidente que muitas das mesmas famílias de fatores de transcrição desempenham papéis na maturação de frutos carnosos e secos. O amadurecimento do fruto está sob controle epigenético Conforme discutido anteriormente, uma lesão no locus Cnr do tomate, que codifica um fator de transcrição do tipo SBP extingue o amadurecimento normal. Inesperadamente, descobriu-se que a lesão no Cnr é epigenética: a hipermetilação do promotor de CNR no mutante inibe a expressão do gene e o amadurecimento do fruto (ver Capítulo 2, para mais informações sobre a regulação epigenética da expressão gênica). A causa da mudança epigenética no mutante Cnr não é conhecida, mas o sequenciamento do genoma do tomateiro tornou possível estudar o metiloma do tomate — a posição e o tipo de metilação do DNA associados às sequências genômicas — durante o amadurecimento do fruto. Esse trabalho revelou que o amadurecimento do tomate está associado à redução nos níveis de metilação do DNA nos promotores dos genes relacionados ao amadurecimento, o que seria 661 (B) [arz [me |, | H— no FUL PG Zona de deiscência,. esperado para aumentar a expressão desses genes. Parece provável que isso constitua uma nova e até agora inexplorada camada de regulação que governa o processo de amadurecimento. A compreensão da mecanística do

processo de amadurecimento tem aplicações comerciais Os frutos não evoluíram unicamente para benefício dos seres humanos, embora sejam, sem dúvida, uma parte importante de nossa dieta. Eles proporcionam fontes acessíveis de vitaminas A, C, E e K; minerais como potássio e ferro, e metabólitos secundários que têm propriedades promotoras da saúde, como o pigmento vermelho licopeno. Os frutos também são produtos valiosos economicamente, mas com frequência têm uma durabilidade curta. Compreender o desenvolvimento e o amadurecimento dos frutos, portanto, é importante para que a agricultura aumente a produtividade, o valor nutricional e a qualidade durante sua manutenção após a colheita. O controle do amadurecimento do fruto é de substancial importância comercial. A explicação do papel do etileno endógeno no amadurecimento de frutos climatéricos resultou em muitas aplicações práticas que visam uniformizar ou retardar o amadurecimento. Por exemplo, os cachos de banana são colhidos imaturos, quando ainda estão verdes e duros, o que ajuda a mantê-los vivos durante a viagem desde os locais de produção na América Central e América do Sul até seus destinos finais por todo o mundo. As pencas de frutos imaturos — chamadas de mãos (um único fruto é um dedo) — são cortadas do cacho, tratadas com fungicida, acondicionadas em caixas e exportadas de navio. Ao chegar a seu destino, as bananas são colocadas em salas com temperatura controlada e tratadas com quantidades pequenas de gás etileno para iniciar o amadurecimento. Isso reflete o processo natural de amadurecimento, mas garante que os frutos em estágios

diferentes de maturidade iniciem o amadurecimento ao mesmo tempo, facilitando sua comercialização. No caso de frutos como as maçãs, o amadurecimento pode ser retardado usando o armazenamento em atmosfera controlada e refrigeração, estendendo, assim, o período comercializável do produto. Em variedades de elite do tomate, a mutação rin é amplamente utilizada na forma heterozigota, para desacelerar a velocidade do amadurecimento e estender a durabilidade. Uma desvantagem importante do uso do "gene rin" é que ele retarda aspectos do amadurecimento, de modo que os frutos muitas vezes são deficientes em níveis ideais de sabor, aroma e outros componentes associados à qualidade. Uma abordagem mais eficaz seria direcionar processos individuais de amadurecimento, estendendo, por exemplo, a durabilidade dos frutos mediante desaceleração do amolecimento na ausência de efeitos prejudiciais sobre a cor e o sabor. O acesso ao genoma do tomateiro tornou essa meta uma realidade, permitindo aos cientistas identificar os genes que fundamentam características complexas que controlam os aspectos individuais da qualidade do fruto. É possível também manipular a qualidade do fruto. Antocianinas, como carotenoides, por exemplo, são consideradas protetoras contra doença cardíaca e certos tipos de câncer, pois elas são antioxidantes fortes que podem inativar os danosos radicais livres em excesso. Os níveis de antocianinas nos frutos podem ser manipulados por abordagens transgênicas, até mesmo a ponto de introduzir níveis elevados desses compostos na polpa do tomate, onde eles normalmente não ocorrem (Figura 21.41). A compreensão maior dos determinantes moleculares de outros aspectos do desenvolvimento do fruto, tais como a produção de voláteis, presumivelmente oferecerá outras oportunidades de melhorar a qualidade do fruto. Figura 21.41 A produção de antocianinas pode ser induzida no tomate pela superexpressão de fatores de transcrição que controlam a biossíntese desses compostos na boca-de-leão (Antirrhinum). RESUMO As plantas exibem alternância de gerações, em que os diploides tendem a dominar, mas os haploides produzem os gametas. A diversidade genética é estimulada pela polinização cruzada, que é possibilitada por vetores como o vento ou os insetos, ao passo que o endocruzamento é minimizado por mecanismos impeditivos ativos na planta. A nova

geração diploide desenvolve-se na semente ou no fruto, que amadurece e se torna atrativo aos vetores que dispersam as sementes. Desenvolvimento das gerações gametofíticas masculina e feminina e As plantas passam por uma geração diploide e uma haploide, a fim de formar gametas e reproduzir (Figura 21.1). e A diploidia permite que os indivíduos mascarem alelos recessivos deletérios e que as populações exibam maior diversidade genética. Formação de gametófitos masculinos no estame e O grão de pólen forma-se em dois estágios: primeiro a microsporogênese e, após, a microgametogênese (Figuras 21.2, 21.3). e As paredes celulares do pólen são complexas, com múltiplas camadas para armazenagem de nutrientes e para sua dispersão (Figuras 21.4, 21.5). Desenvolvimento do gametófito feminino no rudimento seminal e As oosferas são formadas no gametófito feminino (saco embrionário), primeiro por megasporogênese e, após, por megagametogênese (Figuras 21.6, 21.7). e A maioria das angiospermas exibe desenvolvimento do megagametófito do tipo Polygonum, em que a meiose de uma célula-mãe diploide produz quatro megagametófitos haploides imaturos, sendo que apenas um deles passa por megagametogênese. e A megagametogênese inicia com três divisões mitóticas sem citocinese, seguidas por celularização (Figuras 21.8, 21.9). Polinização e fecundação em plantas floríferas e Assim que o pólen é transportado para o estigma, as células espermáticas deslocam-se para o gametófito feminino por um tubo polínico recém-formado (Figura 21.10). e O tubo polínico forma-se somente se houver reconhecimento entre o pólen e o estigma (Figura 21.11). e Os tubos polínicos crescem por crescimento apical (Figuras 21.12-21.14). e Receptores do tipo quinase (RLKs) expressos no pólen podem regular uma troca da GTPase, permitindo a expansão celular polar do tubo polínico (Figura 21.15).

RESUMO

As plantas exibem alternância de gerações, em que os diploides tendem a dominar, mas os haploides produzem os gametas. A diversidade genética é estimulada pela polinização cruzada, que é possibilitada por vetores como o vento ou os insetos, ao passo que o endocruzamento é minimizado por mecanismos impeditivos ativos na planta. A nova geração diploide desenvolve-se na semente ou no fruto, que amadurece e se torna atrativo aos vetores que dispersam as sementes.

Desenvolvimento das gerações gametofíticas masculina e feminina

- As plantas passam por uma geração diploide e uma haploide, a fim de formar gametas e reproduzir (**Figura 21.1**).
- A diploidia permite que os indivíduos mascarem alelos recessivos deletérios e que as populações exibam maior diversidade genética.

Formação de gametófitos masculinos no estame

- O grão de pólen forma-se em dois estágios: primeiro a microsporogênese e, após, a microgametogênese (**Figuras 21.2, 21.3**).
- As paredes celulares do pólen são complexas, com múltiplas camadas para armazenagem de nutrientes e para sua dispersão (**Figuras 21.4, 21.5**).

Desenvolvimento do gametófito feminino no rudimento seminal

- As oosferas são formadas no gametófito feminino (saco embrionário), primeiro por megasporogênese e, após, por megagametogênese (**Figuras 21.6, 21.7**).
- A maioria das angiospermas exibe desenvolvimento do megagametófito do tipo *Polygonum*, em que a meiose de uma célula-mãe diploide produz quatro megagametófitos haploides imaturos, sendo que apenas um deles passa por megagametogênese.
- A megagametogênese inicia com três divisões mitóticas sem citocinese, seguidas por celularização (**Figuras 21.8, 21.9**).

Polinização e fecundação em plantas floríferas

- Assim que o pólen é transportado para o estigma, as células espermáticas deslocam-se para o gametófito feminino por um tubo polínico recém-formado (**Figura 21.10**).
- O tubo polínico forma-se somente se houver reconhecimento entre o pólen e o estigma (**Figura 21.11**).
- Os tubos polínicos crescem por crescimento apical (**Figuras 21.12-21.14**).
- Receptores do tipo quinase (RLKs) expressos no pólen podem regular uma troca da GTPase, permitindo a expansão celular polar do tubo polínico (**Figura 21.15**).

Capítulo 21 e Gametófitos, Polinização, Sementes e Frutos e O trajeto de crescimento do tubo polínico é determinado por estímulos físicos e químicos do pistilo e do megagametófito (Figura 21.16). e Assim que o tubo polínico alcança o rudimento seminal, dois espermatozoides são liberados para fecundar a oosfera e a célula central (Figura 21.17). Autopolinização versus polinização cruzada e A polinização cruzada é assegurada em espécies bissexuais e monoicas por dicogamia e heterostilia (Figura 21.18). e A autopolinização é reduzida pela esterilidade masculina citoplasmática, a qual pode ser revertida por uma classe de genes restauradores da fertilidade (Rf). e A autoincompatibilidade (Sl) impede bioquimicamente a autopolinização em angiospermas (Figura 21.19). e As reações da Sl esporofítica requerem a expressão de dois genes de locus S altamente variáveis, enquanto a autoincompatibilidade gametofítica é mediada por S-RNases citotóxicas e proteínas F-box (Figuras 21.20, 21.21). Apomixia: reprodução assexuada por semente * A apomixia, ou reprodução clonal por uma célula diploide, pode contribuir para a eficácia biológica de espécies poliploides. e A capacidade de induzir a apomixia reduziria a perda de vigor híbrido nas culturas agrícolas. Desenvolvimento do endosperma e Após a fecundação, o endosperma diploide, que fornecerá nutrição ao embrião, torna-se multinucleado (um cenócito) (Figuras 21.22, 21.23). A celularização do endosperma cenocítico em Arabidopsis prossegue desde a região micropilar até a calazal, ao passo que a celularização de endospermas de cereais se processa centripetamente (Figuras 21.24-21.26). O desenvolvimento do endosperma é controlado em especial por genes expressos maternalmente (MEGs), não pelo embrião. O desenvolvimento do endosperma é reprimido até após a fecundação por proteínas FIS, que metilam e desmetilam DNA e histonas no endosperma (Figura 21.27). e A camada de aleurona é diferenciada a partir de células do endosperma amiláceo e, embora dois genes — DEK1 e CR4 — tenham sido implicados, o mecanismo geral não está esclarecido (Figura 21.28). Desenvolvimento da casca da semente e A casca da semente surge dos tegumentos maternos, mas seu desenvolvimento é regulado pelo endosperma (Figura 21.29). Maturação da semente e tolerância à dessecação * O enchimento da semente e a conquista de tolerância à dessecação sobrepõem-se em muitas espécies (Figura 21.30). e A conquista de

tolerância à dessecação é auxiliada por proteínas LEA, que formam ligações de hidrogênio com açúcares não redutores, permitindo que as células do embrião adquiram o estado vítreo que as torna mais estáveis do que as células que são simplesmente desidratadas (Figura 21.31). * Asíntese de proteínas LEA é controlada pelo ácido abscísico. e Cascas impermeáveis e temperaturas baixas podem aumentar a longevidade das sementes, que, de resto, é altamente variável entre as espécies. Desenvolvimento e amadurecimento do fruto e Os frutos são unidades de dispersão das sementes que surgem do pistilo e contêm a(s) semente(s) (Figuras 21.32-21.34). e Os frutos carnosos passam por amadurecimento, que envolve mudanças de cor, amolecimento altamente coordenado e outras mudanças (Figuras 21.35, 21.36). e Ácidos, açúcares e voláteis determinam o sabor de frutos carnosos maduros e imaturos. e O etileno acelera o amadurecimento, especialmente em frutos climatéricos (Figuras 21.37, 21.38). e Muitos mecanismos moleculares que governam o amadurecimento do fruto são conservados nas angiospermas (Figura 21.40). * Uma compreensão mecanística do processo de amadurecimento tem aplicações comerciais (Figura 21.41). MATERIAL DA INTERNET Tópico 21.1 A evolução favoreceu a diploidia nos ciclos de vida das plantas As vantagens seletivas possíveis da diploidia sobre a haploidia são discutidas. Tópico 21.2 Tipos de placentação nos frutos Um diagrama de diversos tipos de placentação nos frutos é apresentado. Tópico 21.3 Variações no desenvolvimento do gametófito Divergências do desenvolvimento placentário do tipo Polygonum. Características de sacos embrionários monospóricos, bispóricos e tetraspóricos são descritas. e Tópico 21.4 Mecanismo molecular da esterilidade citoplasmática no arroz O mecanismo molecular da ESTERILIDADE MASCULINA CITOPLASMÁTICA (CMS, cytoplasmic male steriliy) foi elucidado no “abortivo selvagem” ou sistema da CMS-WA no arroz. e Tópico 21.5 Diversos tipos de apomixia Os mecanismos da apomixia esporofítica versus apomixia gametofítica são descritos. e Tópico 21.6 Três tipos de desenvolvimento do endosperma O desenvolvimento do endosperma é classificado em três categorias básicas: nuclear, celular e helobial. e Tópico 21.7 Tipos e exemplos de frutos Uma tabela dos tipos e exemplos de frutos comumente encontrados é apresentada. 663

- O trajeto de crescimento do tubo polínico é determinado por estímulos físicos e químicos do pistilo e do megagametófito (**Figura 21.16**).
- Assim que o tubo polínico alcança o rudimento seminal, dois espermatozoides são liberados para fecundar a oosfera e a célula central (**Figura 21.17**).

Autopolinização *versus* polinização cruzada

- A polinização cruzada é assegurada em espécies bissexuais e monoicas por dicogamia e heterostilia (**Figura 21.18**).
- A autopolinização é reduzida pela esterilidade masculina citoplasmática, a qual pode ser revertida por uma classe de genes restauradores da fertilidade (Rf).
- A autoincompatibilidade (SI) impede bioquimicamente a autopolinização em angiospermas (**Figura 21.19**).
- As reações da SI esporofítica requerem a expressão de dois genes de *locus S* altamente variáveis, enquanto a autoincompatibilidade gametofítica é mediada por S-RNases citotóxicas e proteínas F-box (**Figuras 21.20, 21.21**).

Apomixia: reprodução assexuada por semente

- A apomixia, ou reprodução clonal por uma célula diploide, pode contribuir para a eficácia biológica de espécies poliploides.
- A capacidade de induzir a apomixia reduziria a perda de vigor híbrido nas culturas agrícolas.

Desenvolvimento do endosperma

- Após a fecundação, o endosperma diploide, que fornecerá nutrição ao embrião, torna-se multinucleado (um cenócito) (**Figuras 21.22, 21.23**).
- A celularização do endosperma cenocítico em *Arabidopsis* prossegue desde a região micropilar até a calazal, ao passo que a celularização de endospermas de cereais se processa centripetamente (**Figuras 21.24-21.26**).
- O desenvolvimento do endosperma é controlado em especial por genes expressos maternalmente (MEGs), não pelo embrião.
- O desenvolvimento do endosperma é reprimido até após a fecundação por proteínas FIS, que metilam e desmetilam DNA e histonas no endosperma (**Figura 21.27**).
- A camada de aleurona é diferenciada a partir de células do endosperma amiláceo e, embora dois genes – *DEK1* e *CR4* – tenham sido implicados, o mecanismo geral não está esclarecido (**Figura 21.28**).

Desenvolvimento da casca da semente

- A casca da semente surge dos tegumentos maternos, mas seu desenvolvimento é regulado pelo endosperma (**Figura 21.29**).

Maturação da semente e tolerância à dessecação

- O enchimento da semente e a conquista de tolerância à dessecação sobrepõem-se em muitas espécies (**Figura 21.30**).
- A conquista de tolerância à dessecação é auxiliada por proteínas LEA, que formam ligações de hidrogênio com açúcares não redutores, permitindo que as células do embrião adquiram o estado vítreo que as torna mais estáveis do que as células que são simplesmente desidratadas (**Figura 21.31**).
- A síntese de proteínas LEA é controlada pelo ácido abscísico.
- Cascas impermeáveis e temperaturas baixas podem aumentar a longevidade das sementes, que, de resto, é altamente variável entre as espécies.

Desenvolvimento e amadurecimento do fruto

- Os frutos são unidades de dispersão das sementes que surgem do pistilo e contêm a(s) semente(s) (**Figuras 21.32-21.34**).
- Os frutos carnosos passam por amadurecimento, que envolve mudanças de cor, amolecimento altamente coordenado e outras mudanças (**Figuras 21.35, 21.36**).
- Ácidos, açúcares e voláteis determinam o sabor de frutos carnosos maduros e imaturos.
- O etileno acelera o amadurecimento, especialmente em frutos climatéricos (**Figuras 21.37, 21.38**).
- Muitos mecanismos moleculares que governam o amadurecimento do fruto são conservados nas angiospermas (**Figura 21.40**).
- Uma compreensão mecanística do processo de amadurecimento tem aplicações comerciais (**Figura 21.41**).

MATERIAL DA INTERNET

- **Tópico 21.1 A evolução favoreceu a diploidia nos ciclos de vida das plantas** As vantagens seletivas possíveis da diploidia sobre a haploidia são discutidas.
- **Tópico 21.2 Tipos de placentação nos frutos** Um diagrama de diversos tipos de placentação nos frutos é apresentado.
- **Tópico 21.3 Variações no desenvolvimento do gametófito** Divergências do desenvolvimento placentário do tipo *Polygonum*. Características de sacos embrionários monospóricos, bispóricos e tetraspóricos são descritas.
- **Tópico 21.4 Mecanismo molecular da esterilidade citoplasmática no arroz** O mecanismo molecular da ESTERILIDADE MASCULINA CITOPLASMÁTICA (CMS, *cytoplasmic male sterility*) foi elucidado no "abortivo selvagem" ou sistema da CMS-WA no arroz.
- **Tópico 21.5 Diversos tipos de apomixia** Os mecanismos da apomixia esporofítica *versus* apomixia gametofítica são descritos.
- **Tópico 21.6 Três tipos de desenvolvimento do endosperma** O desenvolvimento do endosperma é classificado em três categorias básicas: nuclear, celular e helobial.
- **Tópico 21.7 Tipos e exemplos de frutos** Uma tabela dos tipos e exemplos de frutos comumente encontrados é apresentada.

Leituras sugeridas Angelovici, R., Galili, G., Fernie, A. R, and Fait, A. (2010) Seed desiccation: a bridge between maturation and germination. Trends Plant Sci. 15: 211-218. Burg, S.P. and Burg. E, A. (1965) Ethylene action and ripening of fruits. Science 148: 1190-1196. Craddock, C. Lavagi, I., and Yang, Z. (2012) New insights into Rho signaling from plant ROP/Rac GTPases. Trends Cell Biol. 22: 492-501. Dinneny, J. R., and Yanofsky M. F. (2005) Drawing lines and borders: How the dehiscent fruit of Arabidopsis is patterned. Bioessays 27: 42-49. Dresselhaus, T., and Franklin-Tong, N. (2013) Male-female crosstalk during pollen germination, tube growth and guidance, and double fertilization. Mol. Plant 6: 1018-1036. Gehring, M. (2013) Genomic imprinting: Insights from plants. Annu. Rev. Genet. 47: 187-208. Klee, H. J., and Giovannoni, J.J. (2011) Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes. Annu Rev Genet. 45: 41-59. DOI: 10.1146/ annurevgenet-110410-132507. Knapp, S. (2002) Tobacco to tomatoes: A phylogenetic perspective on fruit diversity in the Solanaceae. J. Exp. Bot. 53: 2001-2022. Knapp, S., and Litt, A. (2013) Fruit —An angiosperm innovation. In The Molecular Biology and Biochemistry of Fruit Ripening, G.B. Seymour, G. A. Tucker, M. Poole, and J.J. Giovannoni, eds. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, p. 216. Li]. and Berger, F. (2012) Endosperm: Food for humankind and fodder for scientific discoveries. New Phytol. 195: 290305. Manning, K, Tor, M., Poole, M. Hong, Y., Thompson, A.J., King, G.]J. Giovannoni, J. J., and Seymour, G. B. (2006) A naturally occurring epigenetic mutation in a gene encoding an SBP-box transcription factor inhibits tomato fruit ripening. Nat. Genet. 38: 948-952. McCann, M,, and Rose, J. (2010) Blueprints for building plant cell walls. Plant Physiol. 153: 365. Nasrallah, J. B. (2011) Self-incompatibility in the Brassicaceae. In Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, Vol. 9: Genetics and Genomics of the Brassicaceae, R. Schmidt, and I. Bancroft, eds., Springer, Berlin, pp. 389-412. DOI: 10.1007/978-1-4419-7118-0 14 Okuda, S., Tsutsui, H. Shiina, K, Sprunck, S., Takeuchi, H, Yui, R., Kasahara, R. D. Hamamura, Y., Mizukami, A, Susaki, D., et al. (2009) Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells. Nature 458: 357-361. Rodrigues, J. C. M., Luo, M., Berger, F. and Koltunow, A. M. G. (2010) Polycomb group gene

function in sexual and asexual seed development in angiosperms. Sex. Plant Reprod. 23: 123-138. Seymour, G. B. Ostergaard, L. Chapman, N. H, Knapp, S, and Martin, C. (2013) Fruit development and ripening. Annu Rev Plant Biol. 64: 219-241. DOI: 10.1146/ annurevarplant-050312-120057. Spence, J., Vercher, Y., Gates, P., and Harris, N. (1996) “Pod shatter” in Arabidopsis thaliana, Brassica napus and B. juncea. J. Microsc. 181: 195-208. Tomato Genome Consortium. (2012) The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. Nature 485: 635-641 Twell, D. (2010) Male gametophyte development. In: Plant Developmental Biology —Biotechnological Perspectives, Vol. 1, E. C. PuaandM.R. Davey, eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 225-244, Vrebalov, J., Ruezinsky, D., Padmanabhan, V., White, R,, Medrano, D., Drake, R., Schuch, W., and Giovannoni, J. (2002) AMADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (rin) locus. Science 296: 343346. Wilkinson, J. Q., Lanahan, M. B., Yen, H.-C., Giovannoni, J.J. and Klee, H. J. (1995) An ethylene-inducible component of signal transduction encoded by Never-ripe. Science 270: 1807-1809. Yang, W.-C, Shi, D.-Q, and Chen, Y.-H. (2010) Female gametophyte development in flowering plants Annu. Rev. Plant Biol. 61: 89-108. Zhong, S., Fei, Z., Chen, Y.-R, Zheng;Y., Huang, M., Vrebalov, J, McQuinn, R., Gapper, N, Liu, B. Xiang, J., etal. (2013) Single-base resolution methylomes of tomato fruit development reveal epigenome modifications associated with ripening. Nat. Biotechnol. 31: 154-159.

Senescência Vegetal e Morte Celular cada outono, as pessoas que vivem em climas temperados desfrutam as espetaculares mudanças de cores que podem preceder a perda de folhas de árvores decíduas (Figura 22.1). Tradicionalmente, os poetas têm utilizado a coloração e a queda das folhas de outono como recordações pungentes, como nas linhas iniciais do soneto 73 de Shakespeare: That time of year thou mayst in me behola, When yellow leaves, or nome, or few, do hang Upon those boughs which shake against the cold, Bare ruined choirs, where late the sweet birds sang. Folhas outonais tornam-se amarelas, alaranjadas ou vermelhas e caem de seus ramos em resposta a comprimentos de dia mais curtos e temperaturas mais baixas, que desencadeiam dois processos do desenvolvimento relacionados: senescência e abscisão. Embora a senescência leve finalmente à morte dos tecidos-alvo, ela é distinta do termo relacionado necrose. Senescência é um processo autolítico (autodigestivo) dependente de energia que é controlado pela interação de fatores ambientais com programas de desenvolvimento geneticamente controlados. Embora tenha alguma sobreposição com a senescência, a necrose em geral é definida como a morte causada diretamente por dano físico, toxinas (como herbicidas) ou outros agentes externos. A abscisão refere-se à separação de camadas de células que ocorre nas bases de folhas, partes florais e frutos, a qual permite que se desprendam facilmente sem danificar a planta. Há três tipos de senescência em plantas conforme o nível de organização estrutural da unidade senescente: morte celular programada, senescência de órgãos e senescência da planta inteira. Morte celular programada (MCP) é uma denominação geral referente à morte geneticamente regulada de células individuais. Durante a MCP, o protoplasma, e às vezes a parede celular, sofre autólise. No caso do desenvolvimento de elementos traqueais (xilema) e fibras, entretanto, camadas de parede secundária são depositadas antes da morte celular. A MCP é um aspecto essencial do desenvolvimento normal da planta (Figura 22.2), mas também pode ser induzida em resposta ao estresse tanto abiótico como biótico. A senescência de órgãos (a senescência de folhas inteiras, ramos, órgãos de flores ou de frutos) ocorre em vários estágios do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo e geralmente inclui a abscisão do órgão senescente. Conforme já assinalado, a senescência foliar é fortemente influenciada pelo

fotoperíodo e pela temperatura. Finalmente, a senescência da planta inteira envolve a morte de toda a planta. Ela difere do envelhecimento em animais e é muito mais variável. Por exemplo, a duração de vida de uma planta

Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento na Virginia. A combinação de várias espécies de árvores decíduas produz uma ampla gama de matizes. individual pode variar desde umas poucas semanas, para algumas plantas anuais de deserto, até 4.600 anos, para pinheiros “bristlecone”*. Plantas perenes clonais podem ser até mais longevas. Devido à presença de meristemas apicais dividindo-se continuamente, as plantas potencialmente poderiam viver para sempre, porém todos os meristemas apicais por fim se extinguem e a planta morre. Por que isso acontece? Como será visto, a senescência da planta inteira é uma função complexa do programa genético da planta, da disponibilidade de nutrientes e de água e de outros fatores. Os processos de MCP, senescência de órgãos e senescência da planta inteira diferem com respeito ao tamanho, ao número de células e à complexidade de suas unidades senescentes. Eles também diferem quanto aos estímulos de desenvolvimento e ambientais que os desencadeiam. Entretanto, é importante observar que, no nível celular, MCP senescência de órgãos e senescência da planta inteira utilizam as mesmas rotas genéticas ou similares para a *N. de T. Ao menos três espécies de pinheiros do gênero Pinus, entre as quais Pinus longaeva, chamadas coletivamente de “bristlecone pines”, estão entre as formas de vida mais longevas sobre a Terra. autólise celular. Em outras palavras, a MCP é uma característica comum de todos os três tipos de senescência. Inicialmente, é apresentada com uma breve visão geral dos mecanismos enzimáticos fundamentais responsáveis pela autólise celular em plantas e animais. São examinadas, a seguir, as diversas alterações citológicas que acompanham a MCP incluindo a autofagia e as rotas genéticas que regulam a autofagia. Depois, é abordada a senescência ao nível de órgão, com foco na senescência foliar. Por fim, são discutidos os fatores que governam os dois tipos diferentes de senescências da planta inteira: senescências monocárpica e policárpica. Morte celular programada e autólise Todos os organismos eucarióticos, incluindo plantas, animais e fungos, desenvolveram mecanismos de suicídio celular que coletivamente são conhecidos como morte celular programada. Em plantas e animais multicelulares, a destruição organizada de células é exigida para o crescimento e o desenvolvimento normais e para a remoção de células indesejadas, danificadas ou infectadas. A MCP pode ser iniciada por sinais do desenvolvimento específicos ou por

eventos potencialmente letais, como ataque de patógenos ou erros na replicação do DNA durante a divisão celular. Ela envolve a expressão de um conjunto característico de genes que organiza o desmonte de componentes celulares, causando, ao final, a morte celular.

Figura 22.1 Cores de outono ao longo da rodovia Blue Ridge

667 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular
Figura 22.2 A morte celular programada (MCP) é uma parte normal do ciclo de vida da planta que ocorre em uma ampla gama de processos de desenvolvimento e respostas a sinais ambientais e patógenos. Desenvolvimento de tricomas Senescência foliar VResposta de hipersensibilidade (resistência à doença) Formação do aerênquima Em animais, a MCP em geral é associada a um conjunto distinto de alterações morfológicas e bioquímicas chamado de apoptose (do grego, “cair, desprender-se”, como nas folhas outonais). Durante a apoptose, o núcleo celular condensa-se, e os cromossomos fragmentam-se como consequência da digestão do DNA por endonuclease entre nucleossomos específicos; esse processo produz uma “escada” ordenada de oligonucleotídeos quando o DNA é fracionado por tamanho mediante eletroforese em gel. Além das nucleases, caspases (proteases aspartato-específicas dependentes de cisteína; cysteine-dependent aspartate-specific proteases) marcam proteínas específicas mediante Formação do ia do Degeneração do suspensor Endosperma, aleurona Formação de elementos traqueais TT JI— Coifa introdução de clivagens simples após resíduos específicos de aspartato. A digestão dirigida de proteínas-alvo por caspases leva à morte controlada da célula. Durante esse processo, a membrana plasmática forma protuberâncias irregulares, ou bolhas, e a célula fragmenta-se em numerosas vesículas, chamadas de corpos apoptóticos. Esses corpos são, então, fagocitados por fagócitos com os receptores de membrana apropriados, seguido pela digestão. A autólise em plantas mantém alguma semelhança com a apoptose em animais, mas é mais variável. Por exemplo, as escadas ordenadas de oligonucleotídeos foram observadas durante a resposta de hipersensibilidade ao

668 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento ataque de patógenos em algumas espécies vegetais, mas, na maioria dos casos, a degradação do DNA dá origem a uma mancha de DNA. (A resposta de hipersensibilidade é discutida a seguir e novamente no Capítulo 23.) Embora as plantas não tenham caspases verdadeiras, as células vegetais usam, durante a autólise, uma diversidade de outras proteases do "tipo caspase", incluindo cisteínas endopeptidase, serinas protease, metaloproteases e o complexo ubiquitina-proteassomo. A morte celular programada durante o desenvolvimento normal difere daquela da resposta de hipersensibilidade As células vegetais diferem fundamentalmente das células animais por serem envolvidas por rígidas paredes celulares que impedem a migração celular. Devido à presença da parede celular e à ausência de fagócitos, os tipos de alterações que ocorrem durante a apoptose em animais raramente ocorrem em plantas. Em vez disso, estudos ultraestruturais conduziram à caracterização de duas rotas citológicas distintas de MCP em plantas. A MCP do tipo vacuolar ocorre durante o desenvolvimento normal e reflete o fato de que o vacúolo central é o principal repositório de proteases, nucleases e outras enzimas líticas. Exemplos de tais processos de desenvolvimento abrangem o desenvolvimento de elementos traqueais e fibras no xilema, a configuração de folhas durante a morfogênese, a senescência foliar e a megasporogênese (ver Figura 22.2). As alterações citológicas associadas à diferenciação de elementos traqueais são ilustradas na Figura 22.3A. Durante a MCP do tipo vacuolar, o vacúolo dilata-se e torna-se permeável ou rompe-se, liberando hidrola(A) Morte celular programada do tipo vacuolar [| + —Vacúolo i > | l | s 5 7 Núcleo P ÀS as | DA à Mitocôndria (B) Morte celular programada do tipo resposta de hipersensibilidade ses dentro do citosol e causando degradação em grande escala. O citosol e todas as suas organelas, incluindo a membrana plasmática, são completamente decompostos e, em muitos casos, a parede celular é parcial ou completamente digerida, assim como no tecido do endosperma. A degradação da parede celular não ocorre em células que adquiriram paredes celulares lignificadas durante o processo, tais como elementos traqueais e fibras. A MCP do tipo resposta de hipersensibilidade (tipo RH) é um mecanismo de defesa vegetal contra o ataque microbiano. Durante a resposta de hipersensibilidade em folhas, as

células no entorno imediato do local de infecção cometem suicídio, privando o patógeno dos nutrientes necessários para sua propagação (ver Capítulo 23). Embora existam muitas variações de MCP do tipo RH, uma característica que elas têm em comum é a autólise não ser iniciada pela expansão e pelo vazamento vacuolar. Em vez disso, como mostrado na Figura 22.3B, a perda de água vacuolar e a contração celular são os primeiros eventos da MCP do tipo RH, seguidas pela degradação do DNA nuclear. A célula continua a se conFigura 22.3 Dois tipos de morte celular programada em plantas. (A) A MCP do tipo vacuolar, também referida como MCP do desenvolvimento, é exemplificada aqui pela diferenciação dos elementos traqueais (xilema). Durante a deposição da parede secundária, o vacúolo dilata-se e o tonoplasto rompe-se, liberando hidrolases que digerem os conteúdos celulares. (B) A MCP do tipo resposta de hipersensibilidade ocorre em folhas em resposta ao ataque microbiano. O vacúolo perde água, resultando em acentuado encolhimento celular, contração da parede celular e degradação do DNA nuclear. A contínua perda de água do citosol leva ao rompimento da membrana plasmática e à liberação dos conteúdos celulares residuais no apoplasto.

trair devido à perda de água, e as organelas celulares e a membrana plasmática decompóem-se, liberando seus conteúdos no apoplasto. A rota de autofagia captura e degrada constituintes celulares dentro de compartimentos líticos As células, à semelhança de máquinas complexas, experimentam desgaste ao longo do tempo, e partes necessitam ser substituídas continuamente para estender a duração de suas vidas. A autofagia (do grego, “comer a si próprio”) foi inicialmente caracterizada em células animais como o mecanismo catabólico que fornece componentes celulares para lisossomos, onde eles são degradados. Ela protege a célula de efeitos prejudiciais ou letais de proteínas e organelas danificadas ou desnecessárias. Durante a inanição, a decomposição autofágica e a reciclagem de componentes celulares também asseguram a sobrevivência celular pela manutenção dos níveis de energia celular. Dois tipos de autofagia foram identificados em animais e leveduras que também ocorrem em plantas: macroautofagia e microautofagia, embora a evidência para a microautofagia em plantas seja mais controversa. Na macroautofagia, o tipo mais bem estudado de autofagia em plantas, organelas especializadas chamadas de autofagossomos englobam componentes citoplasmáticos e fundem-se ao vacúolo. A microautofagia envolve a invaginação do tonoplasto e a formação de pequenas vesículas intravacuolares, chamadas de corpos autofágicos, que são rapidamente degradadas por enzimas líticas dentro do vacúolo. Aqui o foco será dado à macroautofagia, referida simplesmente como autofagia. Na autofagia, o retículo endoplasmático (RE) inicialmente dá origem a uma cisterna membranosa em forma de taça chamada de fagóforo (Figura 22.4). Em animais, foi demonstrado que o fagóforo se forma em um sítio especializado sobre o RE (discutido a seguir). O fagóforo jovem adquire, então, membranas lipídicas adicionais, expande-se e desprende-se do RE. A expansão e a fusão do fagóforo lhe permitem engolfar componentes citoplasmáticos marcados para a destruição, Corpo Fagóf ad autofágico tonoplasto Vacúolo 669 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular incluindo proteínas mal dobradas, ribossomos, RE e mitocôndrias. O fagóforo torna-se esférico, e as bicamadas fosfolipídicas interna e externa fundem-se para formar o autofagossomo completo, circundado por uma membrana dupla. Em plantas, a membrana externa do autofagossomo fusiona-se com a

membrana vacuolar, ou tonoplasto. No processo, uma vesícula com uma única membrana, chamada de corpo autofágico, entra no vacúolo e é degradada (ver Figura 22.4). Os monômeros (aminoácidos, açúcares, nucleosídeos, etc.) gerados pela decomposição hidrolítica do corpo autofágico são devolvidos ao citosol para reutilização, ou como uma fonte de energia ou como unidades de construção de novas estruturas celulares. Micrografias de autofagossomos de plantas e corpos autofágicos ao microscópio eletrônico são mostradas na Figura 22.5. Um subconjunto de genes relacionados à autofagia controla a formação do autofagossomo Os genes que regulam a autofagia foram primeiro identificados em leveduras e são chamados de genes relacionados à autofagia, ou genes ATG (autophagy-related genes). Muitos dos genes ATG são conservados na evolução, e homólogos aos genes de leveduras foram encontrados tanto em plantas como em mamíferos. Em levedura, foi demonstrado que os genes ATG regulam a autofagia induzida por inanição, a rota de direcionamento citoplasma-vacúolo e a autofagia seletiva de organelas. A “maquinaria central de autofagia” (core autoplagy machinery) controla a iniciação e o crescimento do autofagossomo e foi dividido em três grupos principais de proteínas: e ATG9 e seu sistema de ciclagem, que inclui o complexo quinase ATG1/ATG13 * O complexo fosfatidilinositol-3-OH quinase (PI[3]K) * O sistema proteína tipo ubiquitina, que inclui o complexo ATG12 e a ATG8 Figura 22.4 Formação do autofagossomo em eucariotos. A biogênese do autofagossomo começa com a formação de uma estrutura de membrana dupla em forma de taça chamada de fagóforo. As bordas do fagóforo crescem e engolfam o cargo (macromoléculas e organeRD las). As bordas então se fusionam, formando E te Y uma vesícula de membrana dupla chamada de 0,8 29) autofagossomo. Alguma digestão ocorre denq O ÇA tro do autofagossomo durante seu trânsito em .. direção ao vacúolo. Após alcançar o vacúolo, a membrana externa do autofagossomo fusiona-se com o tonoplasto, e o cargo restante entra no vacúolo dentro de uma vesícula de membrana unitária (corpo autofágico), que pode, então, ser degradada por enzimas líticas. Decomposição no vacúolo

 Figura 22.5 Autofagossomo e corpo autofágico produzido por células de tabaco (Nicotiana tabacum) carentes de sacarose, tratadas com um inibidor que impede a decomposição dos corpos autofágicos no vacúolo central. (A) Um autofagossomo de membrana Todos os três grupos de proteínas estão localizados sobre o sítio de montagem do fagóforo do RE (Figura 22.6). A ATG9 desempenha um papel crucial movendo-se para frente e para trás entre o sítio de montagem de fagóforo e a rede trans do Golgi e outros sítios, suprindo o fagóforo em expansão com componentes de membrana. Outras proteínas ATG, como o complexo quinase ATG1, são requeridas para o funcionamento eficiente desse sistema vaivém de membrana. Por exemplo, o complexo ATG1/ATG13 é requerido para o movimento de ATGO9 do sítio de montagem do fagóforo para o sítio periférico, onde ela obtém novas membranas. A inibição desse processo de transporte bloqueia a autofagia. O complexo PI(3)K também serve para regular o sistema vaivém de membrana de ATG9. Complexo ATG12 Transporte retrógrado Limitações nutricionais, outros estresses Complexo PI(3)K Sítio de montagem do fagóforo (PAS) dupla que engolfou uma mitocôndria no citosol. (B) Três corpos autofágicos de membrana única, cada um contendo organelas destinadas a reciclagem (turnover) autofágica. (Cortesia de David G. Robinson.) Um importante marco histórico em nossa compreensão da autofagia foi a identificação de TOR (alvo da rapamicina; target of rapamycin), uma proteína serina/treonina quinase, como uma chave-mestra controlando os genes ATG. A rota da TOR é um importante controlador metabólico e do desenvolvimento em eucariotos que integra sinalização de nutrientes e energia para promover a proliferação e o crescimento celulares. Com base em estudos em leveduras e mamíferos, acredita-se que TOR atue como um regulador negativo da autofagia em plantas pela fosforilação do complexo ATG1/ATG13, que o impede de se ligar ao sítio de montagem do fagóforo (PAS, phagophore assembly site) (ver Figura 22.6). Sem o complexo ATG1/ ATG13 sobre o PAS, ATG9 é incapaz de completar o ciclo de volta a seu sítio periférico para obter novos lipídeos de Sítios periféricos (p. ex., rede trans de Golgi Figura 22.6 Esquema simplificado da “maquinaria central de autofagia” localizado no sítio de montagem do fagóforo. ATG9 aciona o crescimento do fagóforo em forma de taça pelo vaivém entre o sítio

de montagem do fagóforo e os sítios de membrana periféricos. ATG9 requer a participação do complexo ATG1/ATG13, bem como do complexo fosfatidilinositol 3-OH quinase (PI[3]K), do complexo ATG12, do ATG8 e de outras proteínas (não mostrado). O complexo quinase TOR (alvo da rapamicina) atua como um regulador negativo de autofagia fosforilando o complexo ATG1/ATG13.

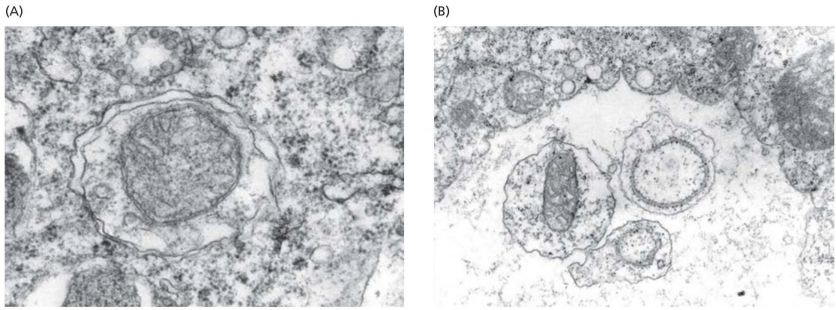
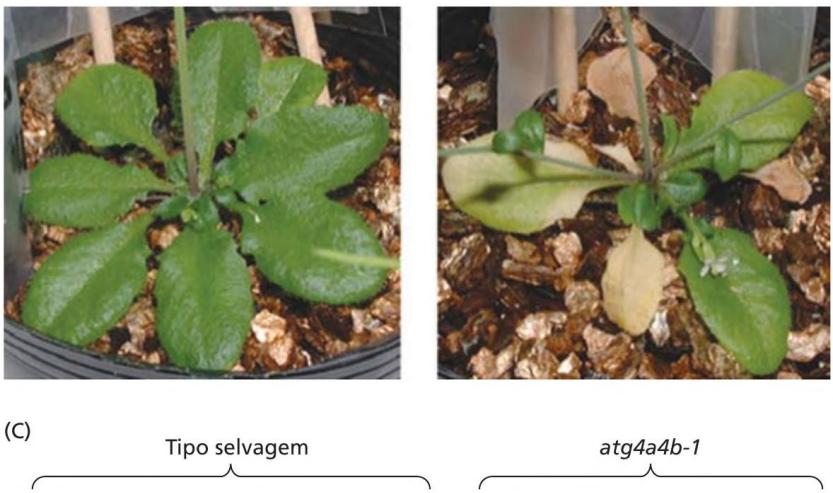


Fig Fenótipo do mutante de autofagia (A) defeituosa atg4a4b-1. (A) Folhas em roseta do tipo selvagem. (B) Folhas em roseta do mutante com autofagia defeituosa exibindo senescência acelerada. (C) Comparação de plântulas do tipo selvagem e mutantes crescendo sobre ágar, sob condições de carência de nitrogênio. O crescimento da raiz de plântulas com autofagia deficiente é fortemente inibido. (A e B de Bassham et al., 2006; C de Yoshimoto et al., 2004.) membrana para a expansão do fagóforo, e a autofagia se detém. O complexo ATG também é envolvido no recrutamento de outras 671 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular (B) proteínas ATG para o sítio de montagem do fagóforo. A atividade da TOR é, por sua vez, regulada negativamente pela limitação de nutrientes e outros estresses. Desse modo, estresses de vários tipos podem estimular a autofagia via inibição da TOR. A rota autofágica desempenha um duplo papel no desenvolvimento vegetal Em tecidos não senescentes, a autofagia serve como um mecanismo homeostático que mantém a integridade metabólica e estrutural da célula. O efeito positivo da autofagia sobre o crescimento vegetal pode ser demonstrado pelo silenciamento (knocking out) de genes específicos para a autofagia em Arabidopsis. Como mostrado na Fic «7, plantas com autofagia defeituosa exibem senescência acelerada e crescimento da raiz reduzido em comparação com os controles. A autofagia pode ter também um efeito negativo sobre a homeostase, como ocorre durante a resposta de hipersensibilidade (ver Capítulo 23). Por exemplo, plantas transgênicas de Arabidopsis superexpressando o gene RabG3b (Ras-related in brainG3b), que codifica para Fa Ra PR RR ASR Eres A (ade n)) Ph f (| Def ID) A | | 14 uma proteína ligadora de GTP que ativa a autofagia, exibem MCP do tipo RH acelerada e irrestrita sobre a maior parte da superfície foliar durante a infecção por patógeno. A MCP em plantas-controle, ao contrário, é restrita a regiões muito menores. A síndrome de senescência foliar Todas as folhas, incluindo aquelas perenes, sofrem senescência em resposta a fatores dependentes da idade, a sinais ambientais, a estresses bióticos ou abióticos. Mesmo as duas folhas permanentes da singular espécie sul-africana Welwitschia mirabilis, uma parente distante do pinheiro, morrem continuamente a partir da ponta, em equilíbrio com a produção de novas lâminas foliares pelo meristema basal (Figura 22.8). A senescência foliar é

uma forma especializada de MCP que permite a remobilização eficiente de nutrientes a partir de folhas-fonte para os drenos do crescimento vegetativo ou reprodutivo via floema. Durante a senescência, as células foliares Figura : A gimnosperma sul-africana Welwitschia mirabilis produz duas folhas permanentes que crescem a partir do meristema basal. A senescência ocorre nas pontas. Ao longo do tempo, as duas folhas partem-se longitudinalmente.



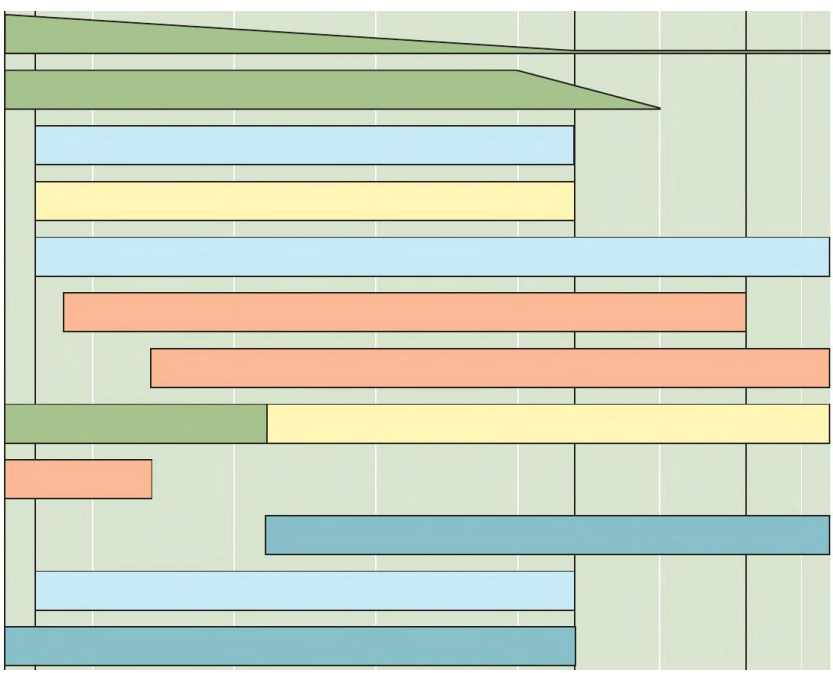
 passam por mudanças geneticamente programadas na estrutura e no metabolismo celular. A primeira alteração estrutural é a desagregação do cloroplasto, que contém até 70% da proteína foliar. A assimilação de carbono é substituída pela decomposição e conversão de clorofila, proteínas e outras macromoléculas em nutrientes exportáveis que podem ser translocados para órgãos em crescimento vegetativo ou sementes ou frutos em desenvolvimento. Como é o caso para outros exemplos de MCP mostrados na Figura 22.2, a senescência foliar é um processo selecionado evolutivamente que contribui para o desempenho (fitness) global da planta. Durante a senescência, enzimas hidrolíticas participam da decomposição de proteínas celulares, carboidratos e ácidos nucleicos. Os açúcares, os nucleosídeos e os aminoácidos componentes são, então, transportados de volta para dentro do corpo principal da planta via floema, onde serão reutilizados em processos de síntese. Muitos minerais são também transportados de órgãos senescentes de volta. Uma vez que a senescência redistribui os nutrientes para as partes da planta em crescimento, ela pode servir como um mecanismo de sobrevivência durante condições ambientais adversas, como seca ou estresse térmico (ver Capítulo 24). Entretanto, a senescência foliar ocorre mesmo sob condições ideais de crescimento e é, portanto, parte do programa de desenvolvimento normal da planta. À medida que novas folhas são iniciadas no meristema apical do caule, as folhas mais velhas abaixo podem se tornar sombreadas e perder a capacidade de funcionar de maneira eficiente na fotossíntese, desencadeando a sua senescência. Em eudicotiledôneas, a senescência geralmente é seguida pela abscisão, o processo que permite às plantas desprender folhas senescentes. Juntos, os programas de senescência e abscisão foliar ajudam a otimizar a eficiência fotossintética e nutricional da planta. A idade de desenvolvimento de uma folha pode diferir de sua idade cronológica Os sinais internos e externos influenciam a idade de desenvolvimento do tecido foliar, que pode ou não corresponder à idade cronológica da folha. A distinção entre as idades de desenvolvimento e cronológica foi primorosamente ilustrada por um experimento simples conduzido pelo fisiologista vegetal alemão Ernst Stahl em 1909. Stahl cortou um pequeno disco de uma folha verde de “mock orange” (Philadelphus grandiflora), um arbusto

decíduo. Ele, então, incubou o disco em uma solução nutritiva simples em laboratório até o outono, no tempo que a folha unida à planta havia se tornado amarela. A imagem na Figura 22.9 mostra o disco sobreposto na folha intacta, da qual foi removido ao final do experimento. Embora as idades cronológicas da folha e do disco sejam as mesmas, a folha é agora muito mais velha em desenvolvimento do que o tecido do disco. A folha intacta foi submetida a uma diversidade de sinais internos vindos dos tecidos foliares adjacentes e de outras partes da planta, enquanto o disco foi literalmente isolado dessas influências. Além disFigura 22.9 Experimento do início da senescência foliar mostrando o retardo da senescência de um disco foliar cultivado em laboratório comparado com uma folha intacta de Philadelphus grandiflora, a partir da qual o disco foi extraído. (De Stahl, 1909.) so, a folha unida à planta permaneceu ao ar livre exposta às mudanças estacionais, enquanto o disco foi cultivado em laboratório sob condições mais ou menos constantes. Protegido de sinais internos e externos, o disco foliar permaneceu na mesma idade de desenvolvimento do início do experimento, enquanto a folha unida se tornou mais velha no desenvolvimento. Adiante, neste capítulo, serão discutidos os fatores que determinam a idade de desenvolvimento em mais detalhe. A senescência foliar pode ser sequencial, sazonal ou induzida por estresse A senescência foliar sob condições normais de crescimento é governada pela idade de desenvolvimento da folha, que é uma função de hormônios e outros fatores reguladores. Sob essas circunstâncias, geralmente existe um gradiente de senescência a partir das folhas mais jovens, localizadas próximo às extremidades em crescimento, até as folhas mais velhas, localizadas próximo à base do caule — um padrão conhecido como senescência foliar sequencial (Figura 22.10). As folhas de árvores decíduas em climas temperados, ao contrário, senescem todas ao mesmo tempo em resposta ao encurtamento dos dias e às temperaturas mais baixas do outono, um padrão conhecido

Figura 22.10 Senescência foliar sequencial de hastes de trigo mostrando um gradiente de folhas mais velhas na base a folhas mais jovens próximas ao ápice. (Cortesia de Andreas M. Fischer.) (A) 8 de setembro (B) 13 de setembro (D) 25 de setembro (E) 3 de outubro (C) 18 de setembro 673 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular como senescência foliar sazonal (Figura 22.11). As senescências foliares sequencial e sazonal são variações da senescência do desenvolvimento, uma vez que elas ocorrem sob condições normais de crescimento. Ao nível celular, as senescências foliares sequencial e sazonal envolvem a rota de MCP do tipo vacuolar (ver Figura 22.34). A senescência foliar também pode ocorrer prematuramente sob condições ambientais estressantes desfavoráveis. Entre os estresses abióticos conhecidos por promover a senescência foliar estão seca, deficiência mineral, radiação UV-B, ozônio, temperaturas extremas, luz intensa e escuridão (ver Capítulo 24). Estresses bióticos, como herbivoria e infecção por patógenos, também podem causar senescência foliar prematura (ver Capítulo 23). As alterações morfológicas associadas à senescência foliar induzida por estresse diferem daquelas da senescência foliar do desenvolvimento. Em folhas senescendo em consequência do desenvolvimento, a senescência é coordenada ao nível da folha inteira, começando nos ápices ou nas margens das folhas e estendendo-se em direção à sua base (Figura 22.12). O estresse ambiental, ao contrário, pode ser destinado para locais específicos em uma folha. Quando ocorre estresse localizado, o tecido estressado senesce antes do tecido não estressado. O estresse por nutrientes minerais também pode alterar a senescência foliar sequencial (ver Capítulo 5). A senescência foliar do desenvolvimento consiste em três fases distintas A senescência foliar do desenvolvimento pode ser dividida em três fases distintas: a fase de iniciação, a fase degenerativa e a fase terminal (ver Figura 22.12). Durante a fase de iniciação, a folha recebe sinais do desenvolvimento e ambientais que iniciam um declínio na fotossíntese e uma transição de ser um dreno de nitrogênio para uma fonte de nitrogênio. A maior parte da autólise de organelas celulares e macromoléculas ocorre durante a fase degenerativa da senescência foliar. Os minerais solubilizados e os (F) 8 de outubro Figura 22.11 Senescência foliar sazonal em um indivíduo de choupo (Populus tremula). Todas as folhas começam a senescer no final de

setembro e sofrem abscisão no início de outubro*. (De Keskitalo et al., 2005.) *N. de RT. É importante esclarecer que, no hemisfério norte, o outono começa em 22 de setembro e finaliza em 20 de dezembro.

674 Unidade III + Crescimento e Desenvolvimento Figura 22.12 Os três estágios da senescência foliar. 1. Fase de iniciação Transição de dreno de nitrogênio para fonte de nitrogênio Declínio da fotossíntese TS cs Dic ; Eventos de sinalização iniciais (ESC DE Desmonte dos constituintes celulares Degradação de macromoléculas 3. Fase terminal Perda da integridade celular Morte celular Abscisão foliar Nutrientes Clorofila Centros do fotossistema Il ativos Degradação da clorofila Cloroplasto em gerontoplasto Degradação de carotenoides Acumulação de produtos da degradação de carotenoides Acumulação de antocianinas Cloroplasto PFE/Mitocôndrias PFE Acumulação de amido Esgotamento de açúcares solúveis Degradação de proteínas Redução de fosfatos Degradação de plastídios Mitocôndrias e núcleos presentes em células Perda do citoplasma Fase 1 Fase 2 Fase 3]]] À À l 13 set 18 set 23 set 28 set 3 out 8 out Figura 22.13 Cronograma dos eventos celulares durante a senescência foliar sazonal (como na Figura 22.12) no álamo (choupo) Populus tremula, de 10 de setembro a 10 de outubro. PFE, principal fonte de energia. (De Keskitalo et al., 2005.)



nutrientes orgânicos são, então, remobilizados via floema para os drenos em crescimento, tais como folhas jovens, órgãos de armazenamento subterrâneos ou estruturas reprodutivas. A camada de abscisão forma-se durante a fase degenerativa da senescência foliar. Durante a fase terminal, a autólise é completada e a separação celular tem lugar na camada de abscisão, resultando na abscisão da folha. As primeiras alterações celulares durante a senescência foliar ocorrem no cloroplasto Os cloroplastos contêm cerca de 70% do total de proteína foliar, a maioria consistindo em ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase/oxigenase (rubisco) localizada no estroma e na proteína do complexo de captação de luz II (LHCP IL light-harvesting chlorophyll-binding protein II) associada às membranas tilacoides (ver Capítulos 7 e 8). O catabolismo e a remobilização de proteínas cloroplastídicas, portanto, fornecem a fonte primária de aminoácidos e nitrogênio para os órgãos dreno e representam a primeira alteração que ocorre durante a senescência foliar. Isso é ilustrado no calendário celular de senescência foliar de outono em indivíduos de álamo (Populus tremula), mostrado na Figura 22.13. A perda de clorofila começa por volta de 11 de setembro, uma semana antes de começar a perda de outros constituintes citoplasmáticos. A fase degenerativa é em grande parte completa por volta de 30 de setembro, e o processo de separação celular na camada de abscisão (discutido a seguir) começou, vedando o floema da exportação de mais nutrientes. A clorofila e seus produtos primários de degradação são extremamente fotorreativos e potencialmente letais para a célula. Para evitar a necrose prematura, a desmontagem e a degradação das pilhas de grana contendo clorofila e tilacoides individuais devem ser conduzidas de um modo que permita a remoção e a disposição segura desses compostos potencialmente tóxicos. Durante o catabolismo, os cloroplastos são transformados em gerontoplastos, que lembram cromoplastos (ver Figura 1.22). Ultraestruturalmente, a formação do gerontoplasto envolve o desempilhamento progressivo dos grana, a perda das membranas dos tilacoides e uma acumulação massiva de plastoglóbulos compostos de lipídeos (Figura 22.14). A desmontagem estrutural dos grana é acompanhada por um declínio nas reações fotoquímicas primárias e na eficiência das enzimas do ciclo de Calvin-Benson, incluindo a rubisco. Diferente dos cromoplastos, os gerontoplastos mantêm a

capacidade de se dividir, e seu desenvolvimento é reversível até certo limiar, quando a reversibilidade é perdida e as células entram na fase terminal de senescência levando à morte celular. Ao contrário dos cloroplastos, o núcleo e as mitocôndrias, que são requeridos para a expressão gênica e a produção de energia, permanecem intactos até os últimos estágios da senescência. Entretanto, nem todos os cloroplastos senescem na mesma velocidade. Por exemplo, os cloroplastos das células-guarda são os últimos a se degradarem em uma folha, sugerindo que podem continuar a funcionar mesmo após os cloroplastos do mesofilo se tor675 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular (A) 0,5 um 0,5 um Figura 22.14 Ultraestrutura de cloroplastos e gerontoplastos em células do mesofilo de folha de cevada. (A) Cloroplastos antes da senescência e (B) gerontoplastos de folhas nas quais cerca de 50% da clorofila foram perdidos. (De Krupinska et al., 2012.) narem gerontoplastos. Nos estágios finais da senescência foliar, os sintomas típicos da MCP do tipo vacuolar, como a decomposição do tonoplasto, a condensação nuclear e a autólise geral, iniciam-se no ápice da folha e distribuem-se para baixo em direção à base. A autólise das proteínas do cloroplasto ocorre em múltiplos compartimentos A degradação das proteínas cloroplastídicas durante a senescência envolve tanto enzimas localizadas nos plastídios, incluindo proteases, como outros sistemas proteolíticos fora dos cloroplastos. Por exemplo, a decomposição da rubisco e de outras proteínas do estroma ocorre principalmente fora do cloroplasto mediante dois tipos de estruturas autofágicas, os corpos contendo rubisco e os vacúolos associados à senescência. Uma diferença importante entre eles é que os corpos contendo rubisco usam a maquinaria autofágica, enquanto os vacúolos associados à senescência não utilizam. Os corpos contendo rubisco são circundados por uma dupla membrana e acredita-se que sejam formados quando vesículas brotam do cloroplasto senescente, encolhendo, assim, seu tamanho. Os corpos contendo rubisco recém-formados, que contêm somente

676 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento Figura 22.15 A rota de autofagia é exigida para a degradação do cloroplasto na senescência foliar induzida pelo escuro em Arabidopsis. (A-C) Células do mesofilo do tipo selvagem. (D-F) Células do mesofilo do mutante de autofagia (atg4a4b-1). (A, D) Células de folhas antes do tratamento com escuro. (B, E) Células de folhas expostas à luz por 5 dias. (C, F) Células de folhas expostas individualmente ao escuro após 5 dias no escuro. A decomposição do cloroplasto Tipo selvagem (D) ocorre no escuro em folhas do tipo Re) selvagem (C), mas não em folhas mu- S tantes para a autofagia (F). (De Wada £€ et al., 2009.) E g [4] 2» ES Re > > rubisco e outras enzimas do estroma, são envolvidos por autofagossomos que liberam seus conteúdos ao vacúolo para subsequente degradação. Em comparação aos corpos contendo rubisco, os vacúolos associados à senescência são vacúolos pequenos, ricos em proteases, ácidos que aumentam em número durante a senescência no mesofilo foliar e nas células-guarda, mas não em células epidérmicas não verdes. Assim como os corpos contendo rubisco, os vacúolos associados à senescência contêm rubisco e outras enzimas do estroma, e são capazes de degradá-las diretamente, embora também possam se fundir com o vacúolo central. Os corpos contendo rubisco e os vacúolos associados à senescência podem reduzir o tamanho do cloroplasto senescente e degradar proteínas do estroma, mas não estão envolvidos na decomposição dos cloroplastos inteiros e de suas membranas. Estudos demonstraram que a rota de autofagia é requerida para a decomposição do cloroplasto inteiro durante a senescência foliar induzida pelo escuro. Como mostrado na Figura 22.15, os cloroplastos de uma folha escurecida individualmente do tipo selvagem de Arabidopsis (ver Figura 22.15C) são quase completamente degradados, em comparação com aqueles de uma folha-controle mantida na luz (ver Figura 22.15B). Entretanto, os cloroplastos do mutante atg4a4b-1 não são decompostos no escuro (ver Figura 22.15F), sugerindo que a rota de autofagia esteja envolvida na degradação de cloroplastos inteiros. Durante esse processo, os cloroplastos inteiros podem ser engolfados pelo vacúolo. É provável que os estágios iniciais da autólise das proteínas cloroplastídicas ocorram dentro do cloroplasto. Cloroplastos contêm numerosas proteases dependentes de ATP das

famílias gênicas de Clp (protease caseinolítica, de Caseinolytic protease) e FtsH (filamentação sensitiva à temperatura H, de Filamentation temperature-sensitive H), que são requeAntes do tratamento Após 5 dias na luz (B) (O Após 5 dias no escuro ridas para o desenvolvimento do cloroplasto. Algumas dessas proteases são reguladas para cima (up-regulated) especificamente durante a senescência foliar, embora seus papéis precisos na senescência permaneçam desconhecidos. Cloroplastos isolados podem degradar parcialmente a rubisco in vitro. Isso sugere que as proteases do cloroplasto participam nos estágios iniciais da senescência foliar. A proteína STAY-GREEN (SGR) é exigida tanto para a reciclagem da proteína LHCP II como para o catabolismo da clorofila Como discutido no Capítulo 8, a clorofila é firmemente ligada em complexos com proteínas. Durante a senescência, esses complexos clorofila-proteína devem ser desmontados para permitir que as apoproteínas sejam recicladas. STAY-GREEN (SGR) é uma proteína cloroplastídica que parece atuar na desestabilização dos complexos clorofilaproteína, e acredita-se que seja requerida para a proteólise de LHCP II dentro do cloroplasto. Mutantes de SGR permanecem verdes durante a senescência porque a clorofila não pode ser catabolizada quando está complexada à proteína. O fenótipo de cotilédone verde nos clássicos experimentos de cruzamento com ervilhas (Pisum sativum) de Gregor Mendel foi causado por uma mutação no gene SGR. A despeito de sua capacidade de reter sua clorofila, os mutantes sgr exibem o mesmo declínio na eficiência fotossintética durante a senescência como as plantas do tipo selvagem, uma vez que a reciclagem (turnover) de proteínas solúveis do estroma não é afetada pela mutação. A desestabilização dos complexos clorofila-proteína por SGR, talvez auxiliada pela clivagem proteolítica parcial, libera as proteínas LHCP II para autólise. As moléculas de clorofila liberadas são, então, parcialmente catabolizadas no plastídio e exportadas para o citosol para

677 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular Cloroplasto Complexos clorofila-proteína SGR (produto gênico STAY GREEN) Clorofila b-redutase 16 Fitol Clorofila b Fitol Clorofila a Catabólito fluorescente de clorofila Transportador de catabólito dependente de ATP Citosol Várias modificações e conjugações Transportador ABC Vacúolo Catabólito não fluorescente de clorofila Figura 22.16 A rota do catabolismo e a compartimentalização da clorofila durante a senescência foliar. RCC, red chlorophyll catabolite. posterior modificação, antes de serem armazenadas permanentemente no vacúolo (Figura 22.16). A senescência foliar é precedida por uma expressiva reprogramação da expressão gênica A transição de uma folha madura, fotossinteticamente ativa, para uma folha senescente é uma fase importante de mudança que requer expressiva reprogramação da expressão gênica. Uma análise global da expressão gênica em Arabidopsis identificou 827 genes cujos níveis de transcritos são aumentados no mínimo três vezes em vários momentos durante a senescência foliar. Genes regulados para cima são designados genes associados à senescência (SAGs, senescence-associated genes). Entre os primeiros SAGs a serem regulados para cima estão fatores de trans» Reação de * dequelação = RCC-redutase Proteína liberada para reciclagem Feofitinase Mg?* Fitol Hifi! Feoforbida a Feofitina a Feoforbida j a-oxigenase N N VN Catabólito vermelho de clorofila (RCC) crição exigidos para a expressão de outros SAGs. Genes cuja expressão é reprimida pela senescência são chamados de genes de senescência regulados para baixo (SDGs, senescence down-regulated genes). Uma comparação das rotas metabólicas que são ou estimuladas (por SAGs) ou reprimidas (por SDGs) durante a senescência foliar sequencial em Arabidopsis é mostrada na Figura 22.17. SAGs incluem muitos genes associados com estresse abiótico e biótico, como autofagia, resposta a espécies reativas de oxigênio (EROs), ligação a íons metálicos, pectinesterase (decomposição da parede celular), decomposição lipídica e genes envolvidos na sinalização hormonal do ácido abscísico, do ácido jasmônico e do etileno (ver Capítulo 15). Uma vez que a senescência pode ter causas tanto internas como externas, surge a questão se a senescência foliar relacionada ao estresse envolve as mesmas rotas metabólicas e programas genéticos que a senescência foliar do desenvolvimento. Comparações foram feitas entre os padrões de

expressão gênica de folhas de Arabidopsis tratadas com uma diversidade de estresses abióticos e aqueles de folhas naturalmente senescentes. Nos primeiros estágios do tratamento, os padrões de expressão gênica de folhas estressadas foram distintos daqueles de folhas naturalmente senescentes. No momento em que as folhas começaram a amarelar, entretanto, os dois conjuntos de dados convergiram. Essas descobertas sugerem que o estresse abiótico inicialmente envolve rotas específicas de transdução de sinal relacionadas ao estresse; contudo, uma vez iniciada a MCP as rotas induzidas por estresse coincidem em parte com as rotas de senescência do desenvolvimento.

Atividade da caspase Metabolismo Pectinesterase Atividade catalítica Transporte Sinalização do etileno Catabolismo de lipídeo citoesqueleto Fotossíntese 678 Unidadelll + Crescimento e Desenvolvimento Resposta às EROs Ligação a íons metálicos Resposta à água Ligação ao DNA Ligação à proteína Sinalização Metabolismo Autofagia de ABA z do caroteno ' Transporte Sinalização de AJ Regulação Transcrição para CIMA | | Regulação Metabolismo Utilizaçã ção para BAIXO de aminoácidos de carbono | da glicina Ribossomo | Biossíntese de clorofila Sinalização mediada por citocinina Biossíntese de carotenoide Figura 22.17 | Rotas metabólicas que são reguladas para cima (up-regulated) ou reguladas para baixo (down-regulated) durante a senescência em Arabidopsis. (De Breeze et al., 2011.) Senescência foliar: a rede reguladora Muito tem sido aprendido em anos recentes sobre as rotas metabólicas e de regulação gênica envolvidas na iniciação da senescência, na idade do desenvolvimento e no programa de senescência foliar. Uma visão geral das rotas de sinalização e das redes reguladoras que abrange a fase de iniciação da senescência foliar é mostrada na Figura 22.18. Entre os fatores internos importantes estão os hormônios vegetais e outras moléculas sinalizadoras, como o ácido salicílico. A idade de desenvolvimento de uma folha também é fortemente afetada por transições de fase, como da fase juvenil para a fase vegetativa adulta e desta para a fase reprodutiva. Fatores externos incluem as variações estacionais, bem como os estresses bióticos e abióticos que sujeitam a planta a condições extremas fora de sua amplitude fisiológica normal. Uma rede de rotas de sinalização sobrepostas integra o aporte (input) a partir de fatores internos e externos. Essas rotas incluem sinalização baseada nas EROs, rota ubiquitina-proteassomo, proteínas quinase e fosfatase, cascatas de sinalização de proteínas quinase ativadas por mitógeno (MAPK, mitogen-activated protein kinase) (ver Capítulo 15) e sinalização hormonal. Todas essas rotas podem alterar a expressão gênica pela ativação ou pela repressão de fatores de transcrição. Mecanismos epigenéticos também alteram a expressão gênica mediante modificação de histonas e DNA e remodelação da cromatina. Pequenos RNAs modulam a expressão gênica ao nível pós-transcricional. As proteínas associadas à senescência representam os produtos finais da rede de sinalização de idade do desenvolvimento que promovem diretamente o começo da

senescência foliar. As famílias dos genes NAC e WRKY são os fatores de transcrição mais abundantes que regulam a senescência foliar Os genes NAC e WRKY são as duas famílias mais abundantes de fatores de transcrição regulados diferencialmente durante a senescência. Os fatores de transcrição NAC (denominados de acordo com as famílias de genes relacionados NAM, ATAF e CUC em diferentes espécies) contêm um domínio de ligação ao DNA N-terminal altamente conservado e um domínio C-terminal regulador variável. As proteínas do domínio NAC abrangem um dos maiores grupos de fatores de transcrição específicos de plantas e são codificadas por cerca de 105 genes em Arabidopsis, cerca de 140 genes no arroz e cerca de 101 genes na soja. Elas têm sido implicadas na regulação de uma ampla gama de processos de desenvolvimento. Os genes NAC foram descobertos primeiro em relação à senescência foliar em cereais. A presença de um alelo NAC funcional (chamado NAM-B1) causa senescência foliar precoce e retranslocação de nutrientes (nitrogênio, ferro e zinco) para os grãos em desenvolvimento do trigo selvagem (Triticum turgidum ssp. dicoccoides), o ancestral das variedades de trigo domesticadas, permitindo aos grãos obter o benefício completo dos nutrientes recuperados das folhas. Em variedades domesticadas de trigo, como o trigo tetraploide (Triticum turgidum ssp. durum) e o trigo hexaploide (Triticum turgidum ssp. aestivum), uma mutação pontual por deleção ou adição de uma base nitrogenada (frameshift mutation) resulta em um alelo NAM-B1 não funcional, que retarda a senescência foliar. Essa mutação parece ter sido selecionada inadvertidamente durante o início da domesticação do trigo. Entretanto, as variedades domesticadas de trigo também contêm dois outros genes NAC estreitamente relacionados, NAM-A1 e NAM-B2, que carecem da mutação por deleção de base e são, portanto, funcionais como aceleradores de senescência. Para testar a hipótese de que a

Figura 22.18 Visão geral das rotas de sinalização e das redes reguladoras envolvidas nos três estágios principais de senescência foliar (ver texto para discussão). MAPK, proteína quinase ativada por mitógeno; TF, fator de transcrição, transcription factor; SAG, gene associado à senescência; SAP, proteína associada à senescência. FASE DE INICIAÇÃO Regulação epigenética Modificação de DNA Remodelação da cromatina REDE REGULADORA Pequenos RNAs FASE DEGENERATIVA FASE TERMINAL senescência foliar retardada resulta em redução na proteína do grão e no conteúdo de nutrientes minerais, a expressão de todos os três alelos NAM (A1, B1 e B2) foi reduzida em plantas de trigo hexaploide pela transformação delas com uma construção RNAi que marca especificamente esses genes. Como esperado, a senescência foliar foi retardada nas plantas transgênicas em comparação com os controles do tipo selvagem não transgênicos, e, como consequência, Modificação de histonas 679 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular Fatores internos Fatores externos Hormônios UV ou ozônio Citocinina Limitação de Etileno nutrientes 2 Auxina Calor ou frio mRNA ED = = > y Início da senescência | Degeneração celular Degradação de macromoléculas Perda de clorofila Recuperação e translocação de nutrientes (p. ex., nitrogênio e lipídeos) Destoxificação e defesa (p. ex., produção de antioxidante e ativação de genes relacionados à defesa) Morte celular Padrão em “escada” do DNA* Rompimento de núcleo e mitocôndrias Decomposição das membranas plasmática e vacuolar a proteína do grão e os conteúdos de nutrientes minerais foram reduzidos (Figura 22.19). O tamanho do grão das plantas transgênicas foi o mesmo que o dos controles não transgênicos, indicando que o atraso na senescência não *N. de T. A fragmentação apoptótica do DNA por caspases resulta em um padrão em “escada” característico (DNA laddering), visualizado após a separação dos fragmentos por eletroforese em gel.

 (A) Transgênico Tipo selvagem (o) Conteúdo proteico do grão Zn Fe (%) (ppm) (pem) Transgênico 11542277 52,45 37,40 Tipo selvagem 19,08 82,50 60,83 Figura 22.19 A repressão da expressão do gene NAC retarda a senescência e reduz o conteúdo proteico e mineral no trigo hexaploide (Triticum turgidum ssp. aestivum). (A) Partes aéreas completas de plantas transgênicas exibindo senescência retardada (à esquerda) em comparação com o tipo selvagem (à direita). (B) Comparações de espigas de plantas transgênicas (à esquerda) e do tipo selvagem (à direita). (C) Tabela mostrando conteúdo reduzido de proteína no grão e níveis menores de zinco e ferro nas plantas transgênicas. (Fotos e dados de Uauy et al., 2006.) se traduz em grãos maiores. Esses resultados são contraintuitivos, uma vez que normalmente se associa o atraso na senescência foliar a produtividades maiores. O fato de que a senescência precoce melhora a qualidade nutricional do grão ilustra o papel crucial da remobilização de nutrientes durante a senescência foliar para o desenvolvimento normal do grão. A importância dos fatores de transcrição NAC como reguladores da senescência foliar tem sido demonstrada em outras espécies, incluindo Arabidopsis e feijoeiro (Phaseolus vulgaris). Os fatores de transcrição WRKY (pronunciado “worky”) constituem outro grupo de fatores de transcrição específicos de plantas que desempenham papéis reguladores importantes em muitos processos metabólicos e de desenvolvimento. Os fatores de transcrição WRKY contêm uma região de 60 aminoácidos denominada pela sequência conservada de aminoácidos WRKYGOK em seu domínio N-terminal. Os fatores de transcrição WRKY são importantes reguladores das interações planta-patógeno, bem como da senescência. Assim como os produtos do gene NAC, os fatores de transcrição WRKY promovem a senescência foliar precoce. Em Arabidopsis, a senescência foliar precoce é atrasada em mutantes nocauteados (knockout mutants) do gene WRKY53. Os promotores de vários SAGs e muitos outros membros da família WRKY são conhecidos como alvos diretos de WRKY53. WRKY53 liga-se também ao promotor do gene WRKY53, inibindo sua própria expressão em um circuito de retroalimentação negativo. Além disso, WRKY22 está envolvido na regulação da senescência foliar induzida pelo escuro. A expressão do gene é reprimida pela luz e promovida pela escuridão ou por EROs. EROs

servem como agentes de sinalização interna na senescência foliar
Há uma crescente evidência de que EROs, especialmente H,O,, desempenham papéis importantes como sinais durante a senescência foliar. EROs são compostos químicos tóxicos que causam dano oxidativo a DNA, proteínas e lipídeos de membrana (ver Capítulo 24). Elas são produzidas principalmente como subprodutos dos processos metabólicos normais, como a respiração e a fotossíntese, em cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. Elas também podem ser produzidas sobre a membrana plasmática. Entretanto, as EROs não desencadeiam senescência por causarem danos físico-químicos às células, mas, mais propriamente, atuam como sinais que ativam rotas de expressão gênica geneticamente programadas que conduzem a eventos regulados de morte celular. As plantas utilizam sistemas de inativação de EROs, como enzimas (catalase, superóxido dismutase, ascorbato peroxidase) e moléculas antioxidantes (p. ex, ascorbato e glutationa), para proteger a si mesmas do dano oxidativo. Contudo, as concentrações de antioxidantes das plantas diminuem durante a senescência foliar, enquanto os níveis de EROs aumentam. A expressão do gene IWRKY53 parece atuar como um interruptor regulador, controlando a expressão de muitos SAGs durante a senescência foliar de Arabidopsis. Em Arabidopsis, a expressão do gene WRKY53 aumenta em folhas durante o período de bolting (rápido alongamento do caule associado com o florescimento e com a senescência foliar). Os níveis foliares de H,O, também aumentam durante o período de bolting. Mediante tratamento das folhas com H,O,, foi demonstrada a expressão de WRKY53. Portanto, há boa evidência circunstancial de que o H,O, atua como um sinal que desencadeia a senescência em Arabidopsis. A sinalização por EROs durante a senescência foliar é ligada à atividade da rota de transdução de sinal MAPK. Como descrito nos Capítulos 15 e 24, as MAP-quinases (MAPKs) são proteínas quinase serina ou treonina-específicas que estão envolvidas no direcionamento de respostas celulares a uma série de estímulos, incluindo hormônios e vários tipos de estresses. Há evidência de que a sinalização MAPK atue a montante (upstream) da expressão do gene WRKY53 durante a senescência foliar em Arabidopsis. Açúcares acumulam-se durante a senescência foliar e podem servir como um sinal Além de servirem como fonte de energia e como constituintes estruturais para macromoléculas, os açúcares também podem atuar como moléculas

sinalizadoras, regulando rotas

metabólicas, bem como eventos do desenvolvimento. Por exemplo, como visto no Capítulo 8, a trealose-6-fosfato pode servir como um sinal que liga a biossíntese de amido ao status de carbono do citosol nas folhas. Estudos mostraram que altas concentrações de açúcares diminuem a atividade fotossintética e podem mesmo desencadear a senescência foliar quando os açúcares excedem determinado limiar. A senescência induzida por açúcar é especialmente importante sob condições de disponibilidade baixa de nitrogênio. Recentemente foi mostrado que tanto trealose-6-fosfato como açúcares se acumulam em folhas senescentes de Arabidopsis, sugerindo que a trealose-6-fosfato pode desempenhar um papel no começo da senescência foliar, pelo menos sob condições de disponibilidade alta de carbono. Os hormônios vegetais interagem na regulação da senescência foliar A senescência foliar é um processo evolutivamente selecionado e geneticamente regulado que assegura a remobilização eficiente de nutrientes para órgãos-dreno vegetativos ou reprodutivos. Nenhuma mutação, tratamento ou condição ambiental foi ainda encontrado que anule o processo completamente, sugerindo que a senescência foliar é, em última análise, governada ou pela idade do desenvolvimento ou pela idade cronológica. Todavia, tanto o ritmo como a progressão da senescência são flexíveis, e hormônios são sinais-chave do desenvolvimento que aceleram ou retardam o ritmo da senescência foliar. Alguns hormônios atuam como reguladores positivos da senescência, enquanto outros atuam como reguladores negativos. Entretanto, o mesmo hormônio pode atuar como um regulador positivo ou negativo do processo de senescência dependendo da idade da folha. Em outras palavras, as folhas devem alcançar um estágio de maturidade antes que desenvolvam a competência para senescer. Somente após a competência ser alcançada, a folha pode responder a reguladores positivos da resposta de senescência. Hormônios também promovem as respostas a sinais ambientais, possibilitando à planta maximizar a remobilização sob diferentes condições ambientais. Na discussão que se segue, os hormônios serão discutidos individualmente, mas é importante ter em mente que as rotas hormonais se sobrepõem e interagem de maneira tanto cooperativa quanto antagonística na regulação da senescência foliar, coerente com um mecanismo de controle do tipo rede. Em geral, os hormônios que regulam a senescência podem ser divididos

em duas categorias com base em seus efeitos mais comumente observados: reguladores positivos da senescência (promovendo) e reguladores negativos da senescência (reprimindo). REGULADORES POSITIVOS DA SENESCÊNCIA ETILENO O etileno desempenha um papel importante no crescimento e no desenvolvimento vegetal. A sinalização do etileno regula genes relacionados ao estresse que são importantes para a sobrevivência e o crescimento da planta. O etileno também é considerado como um hormônio 681 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular promotor da senescência, uma vez que o tratamento com esse hormônio acelera a senescência de folhas e flores; inibidores da síntese e da ação do etileno podem retardar a senescência. Como será discutido mais tarde no capítulo, o etileno desempenha um papel importante também na abscisão. A importância da sinalização do etileno durante a senescência também pode ser inferida da senescência retardada do fenótipo de mutantes insensíveis ao etileno em Arabidopsis, como etr1-1. Entretanto, o etileno não é essencial para o início e para a progressão da senescência. O efeito acelerador da senescência do etileno é elevado com o aumento da idade da folha, e a exposição de folhas jovens ao etileno não tem efeito sobre sua senescência. Muitos dos transcritos para a síntese de etileno e genes de sinalização aumentam quantitativamente por volta do momento em que a clorofila começa a declinar. Essas observações sugerem que a sinalização do etileno regula os estágios finais da senescência foliar. ÁCIDO ABSCÍSICO (ABA) Os níveis de ABA aumentam em folhas senescentes, e a aplicação exógena de ABA promove rapidamente a síndrome de senescência e a expressão de vários SAGs, o que é coerente com os efeitos de ABA sobre a senescência foliar. Entretanto, assim como o etileno, o ABA é considerado um intensificador, em vez de um fator desencadeador da senescência foliar. Durante a senescência foliar, os genes associados com a síntese e a sinalização de ABA são regulados para cima e o nível endógeno de ABA aumenta. Os níveis de ABA também são significativamente elevados sob condições de estresse ambiental, que, com frequência, induzem a senescência foliar (ver Capítulo 24). O fator de transcrição NAC VNIZ (VND-INTERACTING 2), que é regulado para cima durante a senescência foliar, também é induzido ou por ABA ou por estresse salino. Portanto, há uma estreita interação entre a sinalização de estresse induzida por ABA e as rotas de sinalização da senescência foliar. O ABA e o estresse

hídrico estão associados durante a senescência foliar. Folhas senescentes desidratam-se mais rapidamente do que folhas não senescentes, pois o fechamento estomático induzido pelo ABA não funciona mais. Os estômatos permanecem abertos porque em folhas senescentes o ABA induz SAG113, um gene que codifica a proteína fosfatase 2C, um componente regulador negativo na rota de sinalização do ABA (ver Capítulo 15). A proteína fosfatase 2C inibe o fechamento estomático especificamente em folhas senescentes. Mutações silenciadoras (knockout) de SAG113 atrasam a senescência foliar, enquanto sua superexpressão acelera o processo. Antes do começo da senescência foliar, a sinalização por ABA induz processos de tolerância ao estresse, como o fechamento estomático, que reduzem a perda de água e retardam a senescência. Contudo, à medida que a folha envelhece, a sinalização por ABA muda para induzir transcritos tais como SAG113, que inibem o fechamento estomático induzido por ABA, aumentando a perda de água e acelerando a senescência. ÁCIDO JASMÔNICO (AJ) A aplicação exógena de AJ estimula a senescência foliar e controla a expressão de uma

682 Unidade Ill + Crescimento e Desenvolvimento série de genes relacionados à senescência. O receptor de AJ de Arabidopsis, COM (CORONATINE-INSENSITIVEI), uma proteína F-box, é um componente-chave da rota de sinalização do AJ (ver Capítulo 15). O tratamento com AJ acelera a senescência foliar em plantas do tipo selvagem de Arabidopsis, mas não em mutantes coil. Além disso, a abundância de transcritos de genes envolvidos na síntese de AJ aumenta durante a senescência foliar de desenvolvimento. O conteúdo de jasmonato também aumenta em folhas à medida que elas senescem por desenvolvimento: folhas de 10 semanas de idade de Arabidopsis apresentaram 50 vezes mais AJ do que folhas de 6 semanas de idade. A despeito da acumulação de AJ durante a senescência foliar tanto induzida pelo escuro como natural, o hormônio não é essencial para a iniciação ou a progressão desses processos de senescência. Portanto, os mutantes coil não exibem senescência foliar retardada em Arabidopsis, embora a abscisão foliar seja protelada. Portanto, o AJ pode desempenhar um papel mais importante na senescência floral do que na senescência foliar, ao menos em Arabidopsis. Como nos casos de etileno e ABA, o efeito acelerador de senescência do AJ depende da idade. Em Arabidopsis, por exemplo, as folhas mais velhas senescem muito mais rapidamente em resposta ao AJ do que as folhas mais jovens. BRASSINOSTEROIDES (BRs) Os BRs parecem ser reguladores positivos da senescência, uma vez que a aplicação desses hormônios acelera a senescência e mutantes deficientes em BR exibem senescência retardada. O mutante insensível a BR bril de Arabidopsis, em que a resposta a BR foi inativada, tem vida prolongada comparado com as plantas do tipo selvagem, e mostra também uma redução nos níveis de transcritos de vários SAGs. Reciprocamente, uma mutação que suprime a mutação bril exibe senescência acelerada devido a uma rota de resposta a BR constitutivamente ativa. Entretanto, a senescência retardada de mutantes BR é associada com outras alterações fenotípicas e, portanto, é possível que essa senescência seja um efeito secundário do desenvolvimento alterado. Os resultados parecem sugerir que BRs atuam como reguladores globais do desenvolvimento foliar, em vez de como reguladores específicos da senescência foliar. ÁCIDO SALICÍLICO (AS) O AS é um fitormônio fenólico que regula muitos aspectos do crescimento e do desenvolvimento vegetal, bem como

várias respostas a estresses bióticos e abióticos. Ele também regula positivamente a senescência foliar do desenvolvimento. Por exemplo, mutantes de Arabidopsis defeituosos na biossíntese ou na sinalização do AS exibem senescência retardada em comparação com plantas do tipo selvagem. Ademais, o conteúdo de AS de folhas de Arabidopsis aumenta na época em que as concentrações de clorofila começam a declinar. A análise de transcriptoma confirmou que muitos dos genes envolvidos na biossíntese de AS são regulados para cima em folhas senescentes; cerca de 20% de SAGs são regulados para cima (up-regulated) pela rota de sinalização de AS. O tratamento com AS induz a expressão de muitos SAGs, incluindo WRKY53, que (como já discutido) atua como um controle-mestre regulando outros genes WRKY associados com a senescência foliar. Isso sugere que AS desempenha um papelno início da senescência, bem como em sua progressão. REGULADORES NEGATIVOS DA SENESCÊNCIA CITOCININAS O papel repressor da senescência exercido pelas citocininas parece ser universal em plantas e foi demonstrado em muitos tipos de estudos. Embora a aplicação de citocinina não evite por completo a senescência, seus efeitos podem ser drásticos, sobretudo quando ela é aspergida sobre a planta intacta. Se apenas uma folha for tratada, esta permanece verde depois que as outras folhas, de idade e desenvolvimento semelhantes, tenham amarelado e sofrido abscisão. Se um pequeno ponto em uma folha for tratado com citocinina, ele permanecerá verde, mesmo após o tecido adjacente ter iniciado a senescer. Esse efeito “ilha verde” pode ser observado também em folhas infectadas por alguns fungos patogênicos, bem como naqueles hospedeiros de galhas produzidas por insetos. Tais ilhas verdes têm níveis maiores de citocininas que os tecidos foliares em volta. Diferentemente das folhas jovens, as folhas maduras produzem pouca (se alguma) citocinina. Durante a senescência, a abundância de transcritos de genes envolvidos na biossíntese de citocinina declina, enquanto aumentam os transcritos de genes envolvidos na degradação de citocininas, tais como a citocinina-oxidase. Folhas maduras podem, portanto, depender de citocininas derivadas da raiz para adiar sua senescência. Para testar o papel da citocinina na regulação do início da senescência foliar, plantas de tabaco foram transformadas com um gene quimérico, no qual um promotor SAG-específico foi usado para governar a expressão do gene ipt de Agrobacterium tumefaciens, que codifica a enzima que sintetiza citocinina

(Apêndice 3 na internet). As plantas transformadas tinham níveis de citocininas comparáveis aos do tipo selvagem e se desenvolveram normalmente até o início da senescência foliar. Entretanto, à medida que as folhas envelheceram, o promotor específico da senescência foi ativado, desencadeando a expressão do gene ipt nas células da folha, assim que o processo de senescência tenha sido iniciado. Os altos níveis de citocininas resultantes não só bloquearam a senescência, mas também limitaram a expressão posterior do gene ipt, impedindo a superprodução de citocinina (Figura 22.20). Esse resultado sugere que as citocininas são reguladores naturais da senescência foliar. O receptor AHKS3 parece ser o receptor primário para citocinina que regula a senescência foliar em Arabidopsis (ver Capítulo 15). O aumento da função do AHKS3 resulta em um significativo atraso na senescência foliar. De modo inverso, a interrupção de AHKS, e não de outros genes receptores de citocinina, resulta em senescência foliar prematura. Até agora, o mecanismo molecular da ação da citocinina em retardar a senescência foliar permanece obscuro. De acordo com uma hipótese de longa data, a citocinina reprime a senescência foliar pela regulação da mobilização de nutrientes e das relações fonte-dreno. Esse fenôme

Figura 22.20 A senescência foliar é retardada em uma planta transgênica de tabaco contendo o gene ipt, para a biossíntese de citocinina, de Agrobacterium tumefaciens fusionado a um promotor induzido por senescência. O gene ipt é expresso em resposta aos sinais que induzem a senescência. (De Gan e Amasino, 1995, cortesia de R. Amasino.) no pode ser demonstrado quando nutrientes (açúcares, aminoácidos e outros) marcados com “C ou “H são fornecidos aos vegetais, após o tratamento de uma folha, ou parte dela, com citocinina (Figura 22.21). A autorradiografia subsequente de toda a planta revela o padrão de movimento e os locais nos quais os nutrientes marcados se acumularam. Experimentos dessa natureza demonstraram que os nutrientes são preferencialmente transportados e acumulados em tecidos tratados com citocinina. Tem sido postulado que o hormônio causa a mobilização de nutrientes pela criação de uma nova relação fonte-dreno. Conforme discutido no Capítulo 11, os nutrientes translocados no floema deslocam-se de um local de produção ou armazenamento (a fonte) para um local de utilização (o dreno). O hormônio pode estimular o metabolismo da área tratada fazendo os nutrientes deslocarem-se em direção a ela. Por exemplo, aumentos induzidos por citocinina na invertase extracelular poderiam regular as relações fonte-dreno pela hidrólise de sacarose a hexoses, que são então transportadas para dentro da célula. Entretanto, não é necessário que os nutrientes sejam metabolizados nas células-dreno, pois mesmo os substratos análogos não metaA planta expressando o gene ipt permanece Na plântula A, o cotilédone esquerdo foi pulverizado com água como um controle. O cotilédone esquerdo da plântula Be o cotilédone direito da plântula C foram pulverizados, cada um, com uma solução contendo 50 mM de cinetina. verde e fotossintetizante. senescência avançada. Os pontos pretos representam a distribuição do aminoácido radiativo, como revelado por autorradiografia. 683 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular bolizáveis também são mobilizados pelas citocininas (ver Figura 22.21). Os níveis de citocinina mudam em resposta à concentração de nutrientes aos quais as plantas estão expostas. Por exemplo, a aplicação de nitrato a plântulas de milho deficientes em nitrogênio resulta em um rápido aumento nos níveis de citocinina nas raízes, seguido pela mobilização de citocininas para a parte aérea via xilema. Esse aumento é devido, pelo menos em parte, à

indução da expressão de IPT3, um membro da família de genes IPT. Os níveis de citocinina também são influenciados pela concentração de fosfato no ambiente, sendo que as citocininas alteram a expressão de genes de resposta a fosfato e sulfato, sugerindo uma interação entre essas rotas de resposta. AUXINA A elucidação do papel da auxina na regulação da senescência foliar tem sido complicada, pois foi mostrado que a auxina desempenha um papel central em muitos aspectos do crescimento e do desenvolvimento vegetal. Além da complexidade, as altas concentrações de auxina estimulam a produção de etileno, que promove a senescência em folhas maduras. Entretanto, muito da evidência obtida até agora aponta O controle de mesma idade mostra Figura 22.21 Efeito da citocinina sobre o movimento de um aminoácido em plântulas de pepineiro. Utilizou-se um aminoácido não metabolizável marcado radiativamente, como o ácido aminoisobutiírico, aplicado em um pequeno ponto no cotilédone direito de cada uma das plântulas. Os pontos pretos indicam a distribuição da radiatividade. (Desenhada a partir dos dados de Mothes e Schútte, 1961.) Os resultados mostram que o cotilédone tratado com citocinina se tornou um dreno de nutrientes. Entretanto, a radiatividade é retida no cotilédone ao qual o aminoácido foi aplicado quando o cotilédone marcado é tratado com cinetina (plântula C). Sítio de aplicação do ácido aminoisobutírico [14C] Pulverizado Não tratado Pulverizado com Nãotratado Não tratado Pulverizado apenas uma solução (sem com uma solução com água de cinetina radiatividade) de cinetina Plântula A Plântula B Plântula C

684 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento para um papel da auxina como um regulador negativo da senescência foliar. Por exemplo, a aplicação de auxina exógena em Arabidopsis leva a um decréscimo na expressão de muitos SAGs. A superexpressão de YUCCA6, a monoxigenase contendo flavina que catalisa a etapa limitante da velocidade na biossíntese de auxina, retarda a senescência foliar e diminui a expressão de SAG. Além disso, o mutante arf2 de Arabidopsis cuja senescência é retardada tem uma mutação no gene ARF2 (AUXIN RESPONSE FACTOR2), que é um repressor de genes de resposta à auxina. Pela inativação do repressor ARF2, a mutação arf2 causa uma resposta constitutiva à auxina, que adia a senescência foliar. GIBERELINAS (GAs*) As giberelinas são hormônios repressores da senescência cujas formas ativas declinam nas folhas à medida que elas envelhecem. Por exemplo, a senescência de discos excisados de folhas de Taraxacum e Rumex é retardada pelo tratamento com ácido giberélico. Além disso, a expressão do gene codificando a GA 2-oxidase, que está envolvida na inativação da GA, aumentou 18 vezes *N. de T.: O acrônimo GA deriva da locução inglesa gibberellic acid, o ácido giberélico, que é idêntico à GA,. (A) Num VE DR DA Bl 0,8 mm Figura 22.22 Zona de abscisão foliar e tecidos associados. (A) Micrografia óptica da zona de abscisão na base de uma folha de ginkgo (Ginkgo bioba). (B) Diagrama de células da zona de abscisão, mostrando a camada de separação (verde-escuro). (C) À medida que as paredes celulares na camada de separação são rompidas, as células separam-se. durante a senescência, indicando que a GA biologicamente ativa é removida durante a senescência foliar do desenvolvimento. Ademais, concentrações de GA em folhas de alface romana declinaram com a progressão da senescência devido à conversão de GA para uma GA-glicosídeo inativa. A senescência foliar é inibida pela disponibilidade de GA biologicamente ativa não conjugada (GA, e GA;). Abscisão foliar A queda de folhas, de frutos, de flores e de outras partes vegetais é denominada abscisão (ver Tópico 22.1 na internet). A abscisão tem lugar dentro de camadas específicas de células chamadas de zona de abscisão, localizada próximo à base do pecíolo (Figura 22.22). Essa zona torna-se morfológica e bioquimicamente diferenciada durante o desenvolvimento do órgão, muitos meses antes da sua separação ocorrer efetivamente. Com frequência, a zona de abscisão pode ser

morfologicamente identificada como uma ou mais camadas de células achatadas isodiametricamente (ver Figura 22.22). Dois mutantes de tomateiro, jointless e lateral suppressor, não conseguem desenvolver uma zona de abscisão no pedicelo floral, e os genes mutados responsáveis por esses (B) Gema axilar Feixe vascular Camada (o) de separação

0,8 mm

fenótipos foram identificados. O gene JOINTLESS do tipo selvagem codifica uma proteína MADS box, uma de um grupo de fatores de transcrição que controlam muitos aspectos do desenvolvimento, incluindo a identidade dos órgãos florais. Antes da abscisão, uma camada de separação forma-se dentro da zona de abscisão (ver Figura 22.22). A dissolução das paredes entre as células da camada de separação, que não leva à morte celular, posteriormente resulta na folha sendo desprendida da planta. O gene LATERAL SUPPRESSOR regula também o desenvolvimento da gema axilar (ver Capítulo 19). O ritmo da abscisão foliar é regulado pela interação de etileno e auxina O etileno desempenha um papel-chave na ativação dos eventos que conduzem à separação celular dentro da zona de abscisão. A capacidade de o gás etileno causar desfolhação em indivíduos de bétula é apresentada na Figura 22.23. A árvore do tipo selvagem à esquerda perdeu a maioria das folhas. Somente folhas mais jovens na ponta não sofreram abscisão. A árvore à direita foi transformada com uma cópia do gene para o receptor de etileno de Arabidopsis, ETR1, carregando a mutação dominante etr1 (discutida anteriormente). Essa árvore é incapaz de responder ao etileno e, por isso, não perde suas folhas após o tratamento com esse hormônio. O processo de abscisão foliar pode ser dividido em três fases de desenvolvimento distintas, durante as quais Fase de manutenção da folha A auxina elevada a partir da folha reduz a sensibilidade da zona de abscisão ao etileno e evita a abscisão foliar. 685 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular Figura 22.23 Efeito do etileno sobre a abscisão em bétula (Betula pendula). A árvore na esquerda é o tipo selvagem, a árvore na direita foi transformada com uma versão mutada do gene receptor do etileno, ETRT, de Arabidopsis. A expressão desse gene estava sob controle transcricional de seu próprio promotor. Uma das características dessas árvores mutantes é que elas não perdem as folhas quando fumigadas por três dias com 50 ppm de etileno. (De Vahala et al., 2003.) as células da zona de abscisão se tornam competentes para responder ao etileno (Figura 22.24). 1. Fase de manutenção da folha. Antes da percepção de qualquer sinal (interno ou externo) que inicie o processo de abscisão, a folha permanece saudável e completamente funcional. Um gradiente de auxina da lâmina foliar para o caule mantém a zona de abscisão em um estado insensível. 2. Fase da indução da abscisão. Uma redução ou

reversão no gradiente de auxina da lâmina foliar, normalmente associado à senescência foliar, torna a zona de absFigura 22.24 Visão esquemática dos papéis da auxina e do etileno durante a abscisão foliar. Na fase de indução da abscisão, o nível de auxina diminui e o de etileno aumenta. Essas mudanças no equilíbrio hormonal aumentam a sensibilidade das células-alvo ao etileno. (De Morgan, 1984.) Camada de separação digerida Amarelamento e SA Fase de indução da abscisão Uma redução na auxina a partir da folha aumenta a sensibilidade ao etileno da zona de abscisão, que desencadeia a fase de abscisão. Fase de abscisão A síntese de enzimas que hidrolisam os polissacarídeos da parede celular resulta na separação celular e na abscisão foliar.

686 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Órgão da + planta Zona de | abscisão L Corpo + da planta |. Diferenciação (Dida (0) HaE e HsL2 cisão sensível ao etileno. Os tratamentos que aumentam a senescência foliar podem promover a abscisão por interferir na síntese ou no transporte de auxina na folha. 3. Fase da abscisão. As células sensibilizadas da zona de abscisão respondem a baixas concentrações de etileno endógeno mediante síntese e secreção de enzimas que degradam e proteínas que remodelam a parede celular, incluindo B-1,4-glucanase (celulase), poligalacturonase, xiloglicano-endotransglicosilase/ hidrolase e expansina. Como consequência, ocorre a separação das células e a abscisão foliar. No início da fase de manutenção foliar, a auxina da folha impede a abscisão mantendo as células da zona de abscisão no estado insensível ao etileno. É fato já conhecido que a remoção da lâmina foliar (o sítio de produção da auxina) promove a abscisão do pecíolo. A aplicação de auxina exógena ao pecíolo, do qual a lâmina foliar foi removida, retarda o processo de abscisão. Na fase de indução da abscisão, em geral associada com a senescência da folha, a quantidade de auxina da lâmina foliar diminui e o nível de etileno aumenta. O etileno parece diminuir a atividade da auxina tanto pela redução de sua síntese e transporte quanto pelo aumento de sua destruição. A redução na concentração de auxina livre aumenta a resposta ao etileno de células-alvo específicas na zona de abscisão. A fase de abscisão é caracterizada pela indução de genes relacionados à abscisão codificando enzimas hidrolíticas e remodeladoras específicas que afrouxam as paredes celulares na camada de abscisão. Mutações inibindo a abscisão floral em Arabidopsis levaram à identificação de vários genes que regulam a iniciação da abscisão, incluindo o pequeno peptídeo secretado INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION (IDA) e seus prováveis receptores, quinases do tipo receptor com sequências repetidas ricas em leucina HAESA (HAE) e HAESA-LIKE2 (HSL2). Após a ligação ao IDA, acredita-se que o complexo receptor HAE/ HSL2 desencadeie a cascata MAPK, que leva à ativação transcricional de genes codificadores de enzimas que afrouxam a parede celular, a expansão e a separação das células (Figura 22.25). Sinalização por IDA através de HAE e HSL2 Camada de periderme Expansão celular Afrouxamento da parede celular Separação celular Figura 22.25 Modelo para a sinalização por peptídeo durante a

abscisão. Durante a abscisão, células especializadas na zona de abscisão, capazes de experimentar a separação celular programada respondem a níveis reduzidos de auxina proveniente da lâmina foliar e a níveis aumentados de etileno, tornando-se competentes para responder aos sinais de abscisão. O peptídeo-sinal IDA, indicado em roxo, é expresso ao longo de uma região mais ampla do que seus receptores, HAE e HSL2 (contornos em azul-escuro). A ativação dos receptores por IDA leva à transcrição de genes remodeladores da parede celular. Isso causa a expansão e a separação celular, seguida pela formação de uma cobertura externa protetiva, ou periderme, para bloquear a infecção no local. (De Aalen et al., 2013.) Senescência da planta inteira As mortes programadas de células vegetais individuais e órgãos são adaptações que beneficiam a planta como um todo pelo incremento de sua aptidão (fitness) evolutiva. A morte da planta inteira, entretanto, não pode ser facilmente racionalizada em termos evolutivos, ainda que a duração de vida de plantas individuais seja em grande parte determinada geneticamente e varie amplamente entre as espécies. Nesta seção final do capítulo, são abordadas algumas das principais questões que têm sido estudadas a respeito da senescência da planta inteira: A senescência da planta inteira é similar ao envelhecimento em animais? Qual é a relação, se há alguma, entre a duração da vida de uma planta individual e a longevidade de suas células, tecidos e órgãos componentes? Qual é o papel da reprodução na senescência da planta inteira? Por que os meristemas param de se dividir e a falência do meristema leva à senescência da planta inteira? Como a senescência de plantas individuais difere daquela de plantas clonais? E que papel o tamanho da planta desempenha na determinação de seu tempo de vida? Como será visto, a regulação das relações fonte-dreno figura em destaque em todos os modelos avançados para a senescência da planta inteira até agora. Os ciclos de vida de angiospermas podem ser anuais, bianuais ou perenes A duração de vida de uma planta individual varia desde umas poucas semanas no caso de espécies efêmeras do deserto, que crescem e se reproduzem rapidamente em res

posta a breves episódios de chuva, até cerca de 4.600 anos no caso do pinheiro bristlecone. Em geral, plantas anuais crescem, reproduzem-se, senescem e morrem em uma única temporada. Plantas bianuais dedicam seu primeiro ano ao crescimento vegetativo e ao armazenamento de nutrientes, e seu segundo ano para a reprodução, a senescência e a morte. Como as plantas anuais e bianuais passam por senescência do indivíduo inteiro após a produção de frutos e sementes, ambas são chamadas de monocárpicas, pois reproduzem-se uma única vez (Figura 22.26). Plantas perenes vivem por três anos ou mais e podem ser herbáceas ou lenhosas. A amplitude no tempo de vida máximo para plantas perenes é dada na Tabela 22.1. Plantas perenes em geral são policárpicas, produzindo frutos e sementes ao longo de múltiplas temporadas. Entretanto, há também exemplos de monocárpicas perenes, tais como o agave (Agave americana) (Figura 22.27) e o bambu-madeira japonês (Phyllostachys bambusoides). O agave cresce vegetativamente por 10 a 30 anos antes de florescer, frutificar e senescer, enquanto o bambu japonês pode crescer TABELA 22.1 Longevidade de várias plantas individuais e clonais Espécie Idade (anos) Plantas individuais Pinheiro “bristlecone” (Pinus longaeva) 4.600 Sequoia-gigante (Seguoiadendron giganteum) 3.200 Pinheiro suíço (Pinus cembra) 1.200 Faia-europeia (Fagus sylvatica) 930 Tupelo-negro (Nyssa sylvatica) 679 Pinheiro-da-escócia (Pinus silvestris) 500 Carvalho-castanheiro (Quercus montana) 427 Carvalho-americano (Quercus rubra) 326 Freixo-europeu (Fraxinus excelsior) 250 Hera (Hedera helix) 200 Corniso-florido (Cornus florida) ips Choupo americano de folha dentada (Populus 113 grandidentata) Urze-escocesa (Calluna vulgaris) 42 Urze-de-inverno (Erica carnea) Zi Tomilho-escandinavo (Thymus chamaedrys) 14 Plantas clonais Lomátia-de-king (Lomatia tasmanica) +43.000 Creosoto (Larrea tridentata) +11.000 Samambaia verdadeira (Pteridium aquilinum) 1.400 Erva-ovelha (Festuca ovina) +1.000 Pinheirinho-de-jardim (Lycopodium 850 complanatum) “Reed grass” (Calamagrostis epigeios) +400 Sálvia-bastarda (Teucrium scorodonia) 10 Fonte: Thomas, 2013. 687 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular Figura 22.26 Senescência monocárpica na soja (Glycine max). A planta inteira à esquerda sofreu senescência após o florescimento e a produção de frutos (vagens). A planta à direita permaneceu verde e vegetativa

porque suas flores foram continuamente removidas. (Cortesia de L. Noodén.) vegetativamente por 60 a 120 anos antes de se reproduzir e morrer. Digno de registro, todos os clones da mesma matriz de bambus florescem e senescem simultaneamente, independentemente da localização geográfica ou condição climática, o que sugere a presença de algum tipo de relógio biológico de longa duração. Muitas plantas perenes que formam clones por reprodução assexuada podem proliferar em comunidades de “indivíduos” interligados que alcançam idades espantosas, como lomátia-de-king (Lomatia tasmanica), um arbusto da Tasmânia da família Proteaceae que pode ter mais de 43 mil anos de idade. Cada planta individual de lomátia vive apenas cerca de 300 anos, mas, uma vez que não transfere qualquer sinal de senescência para seus clones, a comunidade clonal aparentemente cresce e se prolifera indefinidamente. A senescência da planta inteira difere do envelhecimento em animais O envelhecimento em animais em geral é associado à deterioração gradual, o efeito cumulativo do desgaste do or

688 Crescimento e Desenvolvimento Unidade Ill o Figura 22.27 Flores de agave (Agave americana) após 10 a 30 anos de crescimento vegetativo. Depois desse período, ela sofre senescência monocárpica. ganismo. De acordo com alguns modelos, a senescência da planta inteira é simplesmente uma forma acelerada de envelhecimento. Órgãos, tecidos e células senescentes são programados ou para enfraquecer rapidamente ou para ser deficientes em mecanismos que, de outro modo, os protegeriam contra o declínio fisiológico. De acordo com essa teoria, as capacidades de plantas perenes de longa duração para manterem a integridade de seus meristemas por milhares de anos derivam de programas de desenvolvimento que evitam exitosamente os efeitos degenerativos do tempo. Um tipo de dano celular com base no tempo que foi investigado em plantas é a carga mutacional. Mesmo sendo da mais alta fidelidade, seria esperado que os mecanismos de replicação celular propagassem um número significativo de erros ao longo de milhares de anos. A taxa mutacional pode mesmo aumentar ao longo do tempo devido ao acúmulo EROS. Entretanto, em indivíduos do pinheiro bristlecone, nenhuma relação estatisticamente significante foi encontrada entre a idade do indivíduo e a frequência de mutações no pólen, na semente e nas plântulas. Por outro lado, um declínio significativo no número médio de grãos de pólen viáveis por amentilho (inflorescência) por rameta foi encontrado em Populus tremuloides com o aumento da idade clonal. Contudo, enquanto a redução na viabilidade polínica é coerente com a carga mutacional, ela não desempenha um papel direto na determinação da longevidade das comunidades clonais. Os aumentos dependentes da idade nas mutações somáticas que levam à produção de quimeras e sports (partes de plantas que diferem fenotipicamente da planta parental) têm sido observados em muitas espécies perenes. Entretanto, a evidência de que tais mutações contribuem para a senescência da planta inteira é muito fraca. Na verdade, as plantas parecem ter uma elevada tolerância ao mosaicismo genético e possuem mecanismos robustos para remover células mutantes deletérias. Outro tipo de danos às células com base no tempo que contribuiria potencialmente para a senescência da planta inteira é o encurtamento dos telômeros. Os telômeros são regiões de DNA repetitivo que formam as extremidades do cromossomo e os protegem da degradação (ver Capítulo 1). A

replicação normal do cromossomo resulta no encurtamento do telômero; sem qualquer mecanismo para o reparo do telômero, ele finalmente desapareceria após sucessivos ciclos de divisão celular. A telomerase — um complexo ribonucleoproteico enzimático — estende as extremidades dos telômeros após a replicação pela atividade da transcriptase telomerase reversa. Embora os animais com telomerase disfuncional envelheçam prematuramente, mutantes de Arabidopsis sem a atividade da telomerase crescem e se reproduzem por até dez gerações. Além disso, observações em indivíduos de pinheiro bristlecone e Ginkgo biloba não conseguiram demonstrar o encurtamento progressivo dos telômeros com o aumento da idade. A causa de diferenças entre telômeros de plantas e animais com respeito ao envelhecimento é obscura. A determinação dos meristemas apicais da parte aérea é regulada pelo desenvolvimento As plantas com frequência são descritas como tendo crescimento indeterminado devido às atividades dos meristemas apicais, mas a determinação dos meristemas apicais está sob estrito controle do desenvolvimento. Por exemplo, os meristemas apicais do caule podem ser continuamente meristemáticos (indeterminados), ou podem cessar a atividade (determinados) pela diferenciação em um órgão terminal, como uma flor, ou pela interrupção do crescimento ou senescência. De fato, os hábitos de crescimento, os ciclos de vida e os perfis de senescência de diferentes plantas estão intimamente conectados a seus padrões de determinação do meristema apical. Em espécies monocárpicas, todos os ápices vegetativos indeterminados do caule tornam-se ápices florais, e a planta inteira senesce e morre após a dispersão das sementes. Espécies perenes policárpicas, ao contrário, retêm uma população de ápices caulinares indeterminados, bem como aqueles ápices que se tornam reprodutivos e determinados. A senescência monocárpica geralmente envolve três eventos coordenados: (1) a senescência de órgãos somáti

cos e tecidos, como folhas; (2) a interrupção do crescimento e a senescência dos meristemas apicais do caule; e (3) a supressão das gemas axilares. Em ervilhas, foi mostrado que a senescência do meristema apical do caule é regulada tanto pelo fotoperíodo como por giberelinas. Como discutido no Capítulo 19, a auxina de gemas terminais com crescimento ativo suprime o crescimento de gemas axilares, um fenômeno conhecido como dominância apical. A estrigolactona e a citocinina desempenham papéis durante a dominância apical, com a estrigolactona impedindo o crescimento e a citocinina promovendo o crescimento de gemas apicais (ver Capítulo 19). A remoção ou a morte da gema terminal reduz o transporte de auxina e favorece a sinalização de citocinina nas gemas laterais, promovendo a formação de ramificação. Entretanto, a paralisação do meristema apical do caule durante a senescência monocárpica não leva à ativação das gemas axilares. O mecanismo molecular da supressão de gemas axilares durante a senescência monocárpica foi investigado em Arabidopsis. A expressão do gene para o fator de transcrição AtMYB2 no entrenó basal está associada à supressão tanto da biossíntese de citocinina como da formação de ramos durante a senescência monocárpica. Mutantes de inserção T-DNA sem uma proteína funcional ALMYB2 são ramificados como resultado do aumento da produção de citocinina. Significativamente, a senescência é atrasada no mutante ramificado, indicando que a citocinina atua como um regulador negativo da senescência da planta inteira. A redistribuição de nutrientes ou hormonal pode desencadear a senescência em plantas monocárpicas Uma característica diagnóstica da senescência monocárpica é a capacidade de retardá-la bem além do tempo normal de vida da planta mediante remoção das estruturas reprodutivas. Por exemplo, a retirada repetida das vagens permite aos indivíduos de soja permanecerem vegetativos por muitos anos sob condições favoráveis de crescimento, levando a uma aparência semelhante a uma árvore. Qual é a relação entre o desenvolvimento do fruto e a senescência da planta inteira? Uma das primeiras explicações para a senescência monocárpica foi baseada na redistribuição de nutrientes vitais via floema a partir de fontes vegetativas para drenos reprodutivos. Essa explicação ainda ajusta-se bem à evidência atualmente disponível. A explicação alternativa, de que os frutos em desenvolvimento produzem um “hormônio

letal" hipotético, nunca foi convincentemente demonstrada. Muitos estudos mostraram que alterações nas relações fonte-dreno dos tecidos vegetativos e reprodutivos podem afetar o curso da senescência. Como discutido anteriormente em relação à senescência foliar, as citocininas aumentam a força do dreno em folhas e também retardam a senescência foliar. Durante a senescência monocárpica em ervilhas, níveis endógenos elevados de GA nas gemas vegetativas estão correlacionados com força do dreno elevada, crescimento vegetativo vigoroso e retardo da senescência da planta inteira. Por outro lado, níveis elevados de auxina 689 Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular em gemas florais estão correlacionados com força do dreno elevada das estruturas reprodutivas e desenvolvimento reprodutivo rápido seguido pela senescência da planta inteira. Se sementes e frutos em desenvolvimento são drenos tão fortes que podem desencadear a senescência do resto da planta, por que plantas masculinas de espécies dioicas como o espinafre (Spinacea oleracea), que nunca produzem sementes ou frutos, senescem ao mesmo tempo que as plantas fêmeas, que produzem sementes e frutos abundantes? Experimentos conduzidos no final da década de 1950 mostraram que a remoção das minúsculas flores produtoras de pólen das plantas masculinas atrasava a senescência na mesma magnitude que a remoção das flores femininas. Esse resultado parecia contradizer o modelo da redistribuição de recursos, pois foi assumido que o uso de fontes de carbono pelas flores estaminadas de espinafre seria insignificante se comparado com o uso de carboidratos das flores pistiladas. Entretanto, estudos mais recentes mostraram que, ao contrário das suposições anteriores, a demanda nutricional de flores estaminadas, na verdade, excede a demanda nutricional das flores pistiladas, especialmente no início do desenvolvimento floral e, portanto, poderia ser um fator determinante no desencadeamento da senescência monocárpica, mesmo em plantas masculinas. Embora a redistribuição de recursos possa muito bem desencadear a senescência monocárpica, o composto crítico não é um carboidrato, uma vez que muitos estudos têm mostrado que o conteúdo de carboidratos de folhas, na verdade, aumenta durante a senescência. Essa observação é coerente com a capacidade de açúcares exógenos de desencadear a senescência. Em vez da perda de carboidratos, alterações nas relações fonte-dreno causadas pelo desenvolvimento floral podem induzir uma alteração global no equilíbrio hormonal

ou nutricional dos órgãos vegetativos. Uma perda de nitrogênio vinculada a uma acumulação simultânea de carboidrato causaria um aumento na razão C:N, que tem sido associada à MCP do tipo vacuolar em folhas senescentes. A taxa de acumulação de carbono em árvores aumenta continuamente com o tamanho delas Todas as árvores individuais finalmente morrem; há muito se assume que a taxa de crescimento das árvores declina com seu tamanho e sua massa crescentes. De fato, está bem estabelecido que, à medida que as árvores se tornam mais altas, suas taxas de crescimento em altura diminuem (Figura 22.28). Para explicar esse declínio na taxa de crescimento do alongamento ao longo do tempo, foi argumentado que, em algum ponto, a altura de uma árvore começará a atingir os limites do sistema vascular em transportar suprimentos adequados de água, minerais e açúcares para os ápices em crescimento dos extensos sistemas do caule e das raízes. À medida que água e outros recursos se tornam limitados, deveriam ocorrer declínios na produtividade fotossintética. O declínio na eficiência fotossintética com a idade crescente da árvore é bem documentado. O crescimento arbóreo declinante relacionado à idade também tem

690 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento o 60 É e Eucalyptus regnans o e Sequoia sempervirens 50 Crescimento em altura (cm) 0 | I I I I 60 70 80 90 100 110 Altura da árvore (m) Figura 22.28 Crescimento anual em altura de indivíduos de eucalipto e sequoia como uma função da altura inicial da árvore no ano 2006. Em ambos os casos, o crescimento em altura declinou com a altura da árvore. (De Sillett et al., 2010.) sido visto como uma consequência inevitável da alocação crescente de recursos para a reprodução. Embora os resultados de alguns estudos de uma única espécie tenham sido coerentes com as reduções nas taxas de crescimento à medida que as árvores aumentam em altura, a maior parte da evidência citada em apoio ao declínio do crescimento arbóreo não foi baseada em medições da massa de árvores individuais. Ela baseou-se em declínios relacionados à idade, seja na produtividade primária líquida de estandes florestais com todas as árvores de idades similares ou na taxa de ganho de massa por unidade de área foliar, com o pressuposto implícito de que o declínio da produtividade ao nível foliar individual pode ser extrapolado para a árvore inteira. Recentemente, no entanto, foi realizada uma análise das taxas de crescimento em massa de 673.046 árvores, pertencendo a 403 espécies arbóreas tropicais, subtropicais e temperadas em florestas de cada continente. Em cada continente, as taxas de crescimento da massa arbórea acima do solo, para a maioria das espécies, aumentou continuamente com o log,, da massa arbórea. Os resultados para a América do Norte são mostrados na Figura 22.29. No caso das árvores maiores, 97% das espécies exibiram essa tendência. Em termos absolutos, diferentes espécies de árvores com diâmetros de 100 cm de tronco tipicamente adicionaram de 10 a 200 kg de massa seca acima do solo a cada ano, com média de 103 kg por ano. Isso é cerca de três vezes a taxa para árvores das mesmas espécies com troncos de 50 cm de diâmetro. No caso das espécies arbóreas de maior porte, como Eucalyptus regnans e Sequoia sempervirens, árvores individuais podem adicionar até 600 kg à massa acima do solo a cada ano. Esses resultados demonstram que, embora a eficiência do crescimento (crescimento da massa arbórea por unidade de área foliar ou massa foliar) com frequência decline com o tamanho arbóreo crescente, a massa total de folhas da árvore aumenta com o quadrado do diâmetro do tronco. Uma árvore típica que

experimenta um aumento de 10 vezes no diâmetro passará, portanto, por um aumento de cerca de 100 vezes na massa foliar total e um aumento de 50 a 100 vezes na área foliar total. Aumentos na área foliar total são, portanto, suficientes para sobrepujar o declínio na eficiência do crescimento e causam o aumento na taxa de acumulação de carbono da árvore inteira à medida que o tamanho da árvore aumenta. Entretanto, em algum ponto, um limite é de fato alcançado, e a senescência ocorre quando a taxa de crescimento em massa está em seu pico. Essas descobertas sugerem que a senescência da árvore inteira é causada pela falência expressiva dos órgãos ao longo de um período relativamente curto, em vez de um lento declínio devido ao envelhecimento. A extensão na qual tal senescência rápida da árvore é causada por fatores internos versus fatores externos, como fogo, esgotamento de nutrientes, estresse hídrico ou ataque de patógenos, ainda é pouco compreendida. Diâmetro do tronco (cm) 10 20 40 100 T T T Taxa de crescimento em massa (Mg ano?) Logro (massa [M9g]) Figura 22.29 Taxas de crescimento em massa acima do solo de 110.153 árvores pertencentes a 89 espécies na América do Norte (EUA). O diâmetro do tronco (cm) é mostrado no eixo horizontal superior; a massa da árvore acima do solo, expressa como logo (massa em Mg [megagramas]), é mostrada no eixo horizontal inferior; a taxa de crescimento em massa (Mg ano!) é mostrada no eixo vertical. A taxa de crescimento em massa aumenta com a massa da árvore acima do solo. Resultados similares foram obtidos para 562.893 árvores pertencentes a 314 espécies, crescendo em cinco outros continentes. (De Stephenson et al., 2014.)

Capítulo 22 e Senescência Vegetal e Morte Celular

RESUMO Células, órgãos e organismos vegetais experimentam desgaste tanto pelos efeitos do envelhecimento como de estresses externos. Para decompor tecidos velhos ou danificados ou para promover algumas rotas de desenvolvimento, as plantas passam por senescência ou morte celular geneticamente programada (Figura 22.2). A senescência difere da necrose, que é a morte inesperada de tecidos causada por dano físico ou químico ou outros agentes externos. Morte celular programada e autólise e A MCP durante o desenvolvimento normal ocorre via dilatação vacuolar e ruptura celular e é chamada de MCP do tipo vacuolar. A MCP durante a resposta de hipersensibilidade ocorre via perda de água vacuolar e contração celular e é chamada de MCP do tipo resposta de hipersensibilidade (Figura 22.3). e Autofagossomos capturam constituintes celulares danificados e liberam seus conteúdos dentro do vacúolo central para serem degradados em monômeros reutilizáveis (Figuras 22.4, 22.5). e Um subconjunto de genes e proteínas relacionado à autofagia regula a formação dos autofagossomos (Figura 22.6). e Além de seu papel na senescência, a rota autofágica é um mecanismo homeostático que mantém a integridade metabólica e estrutural da célula (Figura 22.7). A síndrome de senescência foliar e A senescência foliar envolve a decomposição de proteínas, carboidratos e ácidos nucleicos celulares e a redistribuição de seus componentes de volta para dentro do corpo principal da planta, para as áreas em crescimento ativo. Minerais também são transportados para fora de folhas senescentes de volta para dentro da planta. e A MCP pode ser manipulada para induzir tecidos a permanecerem em estágios menos maduros de desenvolvimento (Figura 22.9). e A senescência foliar pode exibir um padrão sequencial ou sazonal ou, se ela for induzida por estresse, pode ser destinada para locais específicos em uma folha (Figuras 22.10, 22.11). A senescência do desenvolvimento foliar consiste em três fases: iniciação, degeneração e terminal (Figuras 22.12, 22.13). As primeiras alterações celulares durante a senescência foliar ocorrem no cloroplasto. A transformação dos cloroplastos em gerontoplastos permite a remoção e a eliminação seguras de compostos potencialmente tóxicos produzidos pela degradação da clorofila (Figura 22.14). e A autólise de proteínas cloroplastídicas ocorre em

múltiplos compartimentos. e A proteína STAY-GREEN (SGR) é exigida tanto para a reciclagem da proteína LHCP Il como para o catabolismo da clorofila (Figura 22.16). e A senescência foliar é precedida por uma reprogramação expressiva da expressão gênica (Figura 22.17). Senescência foliar: a rede reguladora e Uma rede de rotas de sinalização sobrepostas integra aportes (input) internos e externos para regular a senescência pela expressão gênica (Figura 22.18). e As famílias gênicas NAC e WRKY altamente conservadas são os fatores de transcrição mais abundantes que regulam a senescência. Existe evidência crescente de que as espécies reativas de oxigênio (EROs), especialmente o H,0,, podem servir como um sinal interno para promover a senescência. Concentrações altas de açúcares também podem servir para sinalizar a senescência foliar, especialmente sob condições de disponibilidade baixa de nitrogênio. Os fitormônios interagem para regular a senescência foliar, embora eles sejam eficazes somente em promover a senescência assim que a folha alcance certo estágio de maturidade. Os reguladores que promovem a senescência abrangem o etileno, o ácido abscísico, o ácido jasmônico, os brassinosteroides e o ácido salicílico. Os reguladores que reprimem a senescência abrangem citocininas, auxinas e giberelinas (Figuras 22.20, 22.21). Abscisão foliar e Abscisão é o desprendimento de folhas, frutos, flores ou outras partes da planta e ocorre dentro de camadas celulares especiíficas chamadas de zona de abscisão (Figura 22.22). e Níveis altos de auxina mantêm o tecido foliar em um estado insensível ao etileno, mas, à medida que os níveis de auxina caem, os efeitos do etileno, promotores da abscisão e repressores da auxina, tornam-se mais fortes (Figuras 22.23-22.25). Senescência da planta inteira Em geral, plantas anuais e bianuais reproduzem-se somente uma vez antes de senescer, enquanto plantas perenes podem se reproduzir múltiplas vezes antes da senescência. De acordo com alguns modelos, a senescência da planta inteira representa uma forma acelerada de envelhecimento em que os tecidos são programados à falência rápida tão logo certos limiares sejam alcançados. A redistribuição de nutrientes e hormonal a partir de estruturas vegetativas para drenos reprodutivos pode desencadear a senescência da planta inteira em organismos monocárpicos. Enquanto a eficiência do crescimento declina em árvores com o aumento em seu tamanho, a massa foliar aumenta com o quadrado do diâmetro do tronco e pode superar essa perda em eficiência, até

que fatores internos ou externos iniciem a senescência da árvore inteira (Figuras 22.28, 22.29). 691

RESUMO

Células, órgãos e organismos vegetais experimentam desgaste tanto pelos efeitos do envelhecimento como de estresses externos. Para decompor tecidos velhos ou danificados ou para promover algumas rotas de desenvolvimento, as plantas passam por senescência ou morte celular geneticamente programada (**Figura 22.2**). A senescência difere da necrose, que é a morte inesperada de tecidos causada por dano físico ou químico ou outros agentes externos.

Morte celular programada e autólise

- A MCP durante o desenvolvimento normal ocorre via dilatação vacuolar e ruptura celular e é chamada de MCP do tipo vacuolar. A MCP durante a resposta de hipersensibilidade ocorre via perda de água vacuolar e contração celular e é chamada de MCP do tipo resposta de hipersensibilidade (**Figura 22.3**).
- Autofagossomos capturam constituintes celulares danificados e liberam seus conteúdos dentro do vacúolo central para serem degradados em monômeros reutilizáveis (**Figuras 22.4, 22.5**).
- Um subconjunto de genes e proteínas relacionado à autofagia regula a formação dos autofagossomos (**Figura 22.6**).
- Além de seu papel na senescência, a rota autofágica é um mecanismo homeostático que mantém a integridade metabólica e estrutural da célula (**Figura 22.7**).

A síndrome de senescência foliar

- A senescência foliar envolve a decomposição de proteínas, carboidratos e ácidos nucleicos celulares e a redistribuição de seus componentes de volta para dentro do corpo principal da planta, para as áreas em crescimento ativo. Minerais também são transportados para fora de folhas senescentes de volta para dentro da planta.
- A MCP pode ser manipulada para induzir tecidos a permanecerem em estágios menos maduros de desenvolvimento (**Figura 22.9**).
- A senescência foliar pode exibir um padrão sequencial ou sazonal ou, se ela for induzida por estresse, pode ser destinada para locais específicos em uma folha (**Figuras 22.10, 22.11**).
- A senescência do desenvolvimento foliar consiste em três fases: iniciação, degeneração e terminal (**Figuras 22.12, 22.13**).
- As primeiras alterações celulares durante a senescência foliar ocorrem no cloroplasto. A transformação dos cloroplastos em gerontoplastos permite a remoção e a eliminação seguras de compostos potencialmente tóxicos produzidos pela degradação da clorofila (**Figura 22.14**).
- A autólise de proteínas cloroplastídicas ocorre em múltiplos compartimentos.
- A proteína STAY-GREEN (SGR) é exigida tanto para a reciclagem da proteína LHCP II como para o catabolismo da clorofila (**Figura 22.16**).
- A senescência foliar é precedida por uma reprogramação expressiva da expressão gênica (**Figura 22.17**).

Senescência foliar: a rede reguladora

- Uma rede de rotas de sinalização sobrepostas integra aportes (*input*) internos e externos para regular a senescência pela expressão gênica (**Figura 22.18**).
- As famílias gênicas *NAC* e *WRKY* altamente conservadas são os fatores de transcrição mais abundantes que regulam a senescência.
- Existe evidência crescente de que as espécies reativas de oxigênio (EROs), especialmente o H_2O_2, podem servir como um sinal interno para promover a senescência.
- Concentrações altas de açúcares também podem servir para sinalizar a senescência foliar, especialmente sob condições de disponibilidade baixa de nitrogênio.
- Os fitormônios interagem para regular a senescência foliar, embora eles sejam eficazes somente em promover a senescência assim que a folha alcance certo estágio de maturidade.
- Os reguladores que promovem a senescência abrangem o etileno, o ácido abscísico, o ácido jasmônico, os brassinosteroides e o ácido salicílico.
- Os reguladores que reprimem a senescência abrangem citocininas, auxinas e giberelinas (**Figuras 22.20, 22.21**).

Abscisão foliar

- Abscisão é o desprendimento de folhas, frutos, flores ou outras partes da planta e ocorre dentro de camadas celulares específicas chamadas de zona de abscisão (**Figura 22.22**).
- Níveis altos de auxina mantêm o tecido foliar em um estado insensível ao etileno, mas, à medida que os níveis de auxina caem, os efeitos do etileno, promotores da abscisão e repressores da auxina, tornam-se mais fortes (**Figuras 22.23**-**22.25**).

Senescência da planta inteira

- Em geral, plantas anuais e bianuais reproduzem-se somente uma vez antes de senescer, enquanto plantas perenes podem se reproduzir múltiplas vezes antes da senescência.
- De acordo com alguns modelos, a senescência da planta inteira representa uma forma acelerada de envelhecimento em que os tecidos são programados à falência rápida tão logo certos limiares sejam alcançados.
- A redistribuição de nutrientes e hormonal a partir de estruturas vegetativas para drenos reprodutivos pode desencadear a senescência da planta inteira em organismos monocárpicos.
- Enquanto a eficiência do crescimento declina em árvores com o aumento em seu tamanho, a massa foliar aumenta com o quadrado do diâmetro do tronco e pode superar essa perda em eficiência, até que fatores internos ou externos iniciem a senescência da árvore inteira (**Figuras 22.28**, **22.29**).

MATERIAL DA INTERNET e Tópico 22.1 A abscisão e o alvorecer da agricultura Um curto ensaio sobre a domesticação dos cereais modernos, com base na seleção artificial para manter a integridade das raques. Leituras sugeridas Aalen, R. B. Wildhagen, M,, Sto, I. M, and Butenko, M. A. (2013) IDA: A peptide ligand regulating cell separation processes in Arabidopsis. J. Exp. Bot. 64: 5253-5261. Breeze, E., Harrison, E., McHattie, S., Hughes, L. Hickman, R., Hill, C., Kiddle, S., Kim, Y.-S., Penfold, C. A., Jenkins, D,, et al. (2011) High-resolution temporal profiling of transcripts during arabidopsis leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation. Plant Cell 23: 873894. Davies, P.J. and Gan, S. (2012) Towards an integrated view of monocarpic plant senescence. Russ. J. Plant Physiol. 59: 467478. Fischer, A. M. (2012) The complex regulation of senescence. Crit. Rev. Plant Sci. 31: 124-147. Humbeck, K. (2013) Epigenetic and small RNA regulation of senescence. Plant Mol. Biol. 82: 529-537. Lui, Y. and Bassham, D. C. (2012) Autophagy: Pathways for selfeating in plant cells. Anmu. Rev. Plant Biol. 63: 215-237. Luo, P.G. Deng, K.J. Hu, X.Y, Li L. Q, Li X, Chen, J.B, Zhang, H.Y. Tang, Z. X. Zhang, Y. Sun, Q.X, etal. (2013) Chloroplast ultrastructure regeneration with protection of photosystem Il is responsible for the functional 'stay-green” trait in wheat. Plant Cell Environ. 36: 683696. Nakano, T. and Yasuhiro, I. (2013) Molecular mechanisms controlling plant organ abscission. Plant Biotechnol. 30: 209-216. Noodén, L. D. (2013) Defining senescence and death in photosynthetic tissues. In: Advances in Photosynthesis and Respiration, Vol. 36: Plastid Development in Leaves during Growth and Senescence, B. Biswal, K. Krupinska, and U. C. Biswal, eds., Springer, pp. 283-306. Ono, Y. (2013) Evidence for contribution of autophagy to rubisco degradation during leaf senescence in Arabidopsis thaliana. Plant Cell Environ. 36: 1147-1159. Thomas, H. (2013) Senescence, ageing and death of the whole plant. New Phytol. 197: 696-711. Wang, Y. Lin, A, Loake, G.J. and Chu, €. (2013) H,O,-induced leaf cell death and the crosstalk of reactive nitric/oxygen species. J. Integr. Plant Biol. 55: 202-208.

Interações Bióticas m hábitats naturais, as plantas vivem em diversos ambientes complexos nos quais interagem com uma grande diversidade de organismos (Figura 23.1). Algumas interações são claramente benéficas, se não essenciais, tanto para a planta quanto para o outro organismo. Tais interações bióticas mutuamente benéficas são denominadas mutualismos. Exemplos de mutualismo abrangem as interações planta-polinizador, a relação simbiótica entre bactérias fixadoras de nitrogênio (rizóbios) e leguminosas, as associações micorrízicas entre raízes e fungos, e os fungos endofíticos de folhas. Outros tipos de interações bióticas, incluindo a herbivoria, a infecção por patógenos microbianos ou parasitas e a alelopatia (guerra química entre plantas), são prejudiciais. Em resposta a esse último, as plantas desenvolveram mecanismos de defesa complexos para se protegerem contra os organismos nocivos, e estes desenvolveram mecanismos opostos para derrotar essas defesas. Tais processos evolutivos “olho por olho” são exemplos de coevolução, responsável pelas interações complexas entre plantas e outros organismos. No entanto, seria uma simplificação excessiva caracterizar todos os organismos que interagem com plantas como benéficos ou prejudiciais. Por exemplo, acredita-se que fungos micorrízicos sejam mutualistas que aumentam o desempenho da planta (ver Capítulos 5 e 13). Contudo, plantas associadas a micorrizas podem ocupar várias posições ao longo do continuum de parasitismo até mutualismo. Da mesma forma, o pastejo de flores por mamíferos diminui o desempenho em algumas espécies vegetais, mas, em outras, pode levar ao aumento no número de pedúnculos florais, melhorando assim o desempenho. Há também organismos que se beneficiam de sua interação com a planta sem causar quaisquer efeitos nocivos. Tais interações neutras (do ponto de vista da planta) são denominadas comensalismo. Os organismos comensais podem tornar-se benéficos se protegerem a planta de um segundo organismo, prejudicial. Por exemplo, as rizobactérias não patogênicas e os fungos do solo, que não causam dano à planta, podem estimular o sistema imunológico inato do vegetal (discutido mais adiante neste capítulo) e, assim, protegê-lo de microrganismos patogênicos.

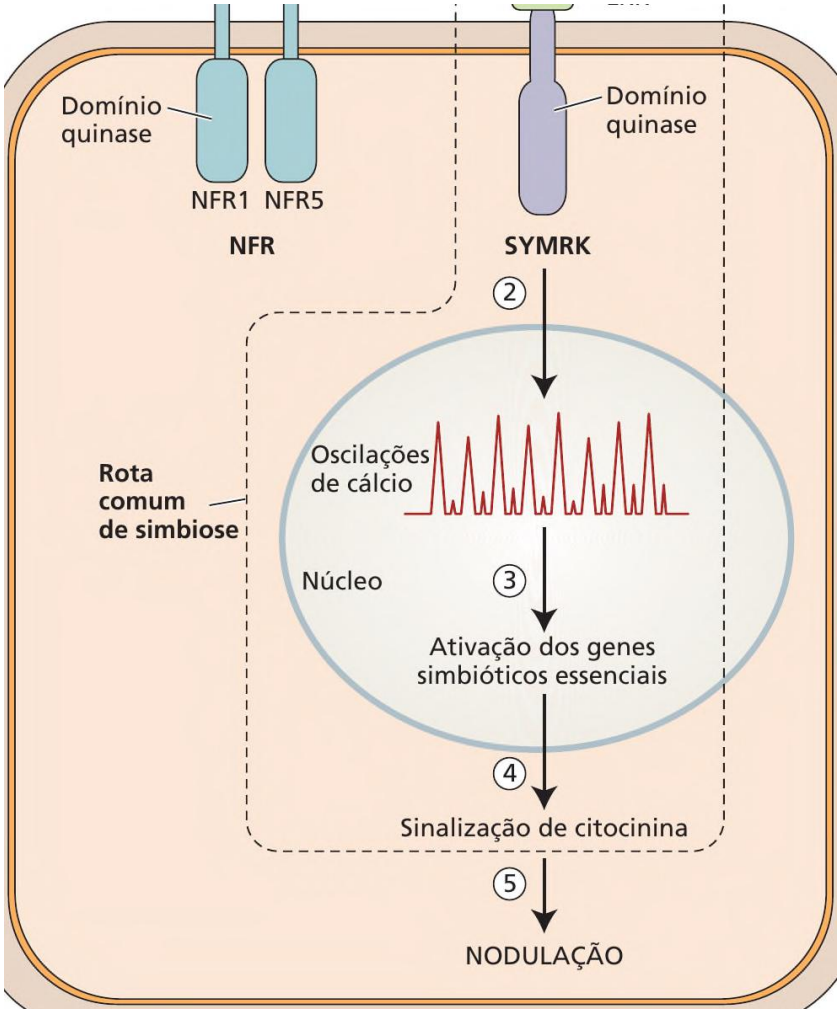
694 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento Figura 23.1 Praticamente todas as partes da planta são adaptadas para coexistir com organismos em seu ambiente imediato. (De van Dam, 2009.) Herbívoros de folhas Formigas A primeira linha de defesa contra organismos potencialmente prejudiciais é a superfície da planta. A cutícula (a camada exterior de cera), a periderme e outras barreiras mecânicas ajudam a bloquear a entrada de bactérias, fungos e insetos (ver Tópico 23.1 na internet). A segunda linha de defesa costuma envolver mecanismos bioquímicos que podem ser constitutivos ou induzidos. As defesas constitutivas estão sempre presentes, enquanto as defesas induzidas são desencadeadas em resposta ao ataque. Ao contrário das defesas constitutivas, as induzidas requerem sistemas específicos de detecção e rotas de transdução de sinal, que podem detectar a presença de um herbívoro ou de um patógeno e alterar adequadamente a expressão gênica e o metabolismo. Para iniciar a discussão sobre interações bióticas, serão apresentados exemplos de associações benéficas entre plantas e microrganismos. Em seguida, serão considerados vários tipos de interações prejudiciais entre plantas, herbíPolinizadores Patógenos de folhas Competidores voros e patógenos. As barreiras mecânicas e os metabólitos secundários tóxicos são dois tipos principais de defesa constitutiva das plantas contra insetos e outros herbívoros. Será avaliada, então, a vasta gama de defesas induzidas que as plantas desenvolveram para afastar insetos herbívoros, bem como as moléculas de sinalização e as rotas de transdução de sinal que as regulam. Será destacado o papel importante que os compostos orgânicos voláteis desempenham em repelir herbívoros, atrair insetos predadores e agir como sinais de alerta entre diferentes partes de plantas e entre plantas vizinhas. A descrição das respostas induzidas contra a herbivoria será seguida por uma discussão sobre as respostas induzidas contra patógenos microbianos. Embora as plantas não possuam sistema imunológico do tipo animal, várias respostas específicas das plantas ao estresse biótico podem conferir resistência tanto local quanto sistêmica a patógenos. Por fim, serão discutidos os mecanismos de dois outros

tipos de patógenos de plantas, os nematódeos e as plantas parasitas, e o papel ecológico que exsudatos de raízes tóxicos desempenham na competição planta-planta. Interações benéficas entre plantas e microrganismos É provável que as associações simbióticas entre algas e fungos sejam anteriores ao surgimento das primeiras plantas terrestres, cerca de 450 a 500 milhões de anos atrás (MAA). Por exemplo, os primeiros liquens, que são associações obrigatórias entre um fungo e uma alga verde ou uma cianobactéria, aparecem no registro fóssil cerca de 400 MAA — na época em que as primeiras associações micorrízicas com plantas terrestres surgiram. Isso sugere que a invasão da terra por plantas verdes pode ter sido auxiliada por associações simbióticas com fungos. No ambiente natural, as plantas terrestres são colonizadas por uma ampla diversidade de microrganismos benéficos: fungos endofíticos e micorrízicos, bactérias sob a forma de biofilmes sobre as superfícies das folhas e raízes, bactérias endofíticas e bactérias fixadoras de nitrogênio contidas em nódulos na raiz ou no caule. Nesta seção, são focalizados os mecanismos de sinalização envolvidos em interações benéficas de plantas com três tipos de microrganismos: bactérias fixadoras de nitrogênio, fungos micorrízicos e rizobactérias. Nos Capítulos 5 e 13, foram discutidas essas interações bióticas do ponto de vista anatômico e fisiológico. Aqui são examinados os mecanismos de sinalização moleculares que controlam a formação dessas associações. A simbiose com micorrizas arbusculares é muito antiga e, como já mencionado, apareceu há mais de 400 MAA. Em comparação, acredita-se que a simbiose rizóbio-leguminosa tenha aparecido cerca de 60 MAA. O parceiro fúngico nessas associações micorrízicas arbusculares pertence ao antigo filo Glomeromycota, que perdeu a capacidade de completar seu ciclo de vida fora da planta. Devido à dificuldade de realização de análises genéticas em um simbionte obrigatório, o progresso na sinalização de micorrizas arbusculares avançou lentamente. Como resultado, as bases da rota de sinalização simbiótica foram trabalhadas inicialmente para a associação rizóbio-leguminosa, que se acredita ter evoluído a partir da rota de micorrizas arbusculares. Os fatores Nod são reconhecidos pelo receptor de fator Nod (NFR) em leguminosas Conforme descrito no Capítulo 13, os rizóbios simbióticos fixadores de nitrogênio liberam fatores de nodulação (Nod) como agentes de sinalização à medida

que se aproximam da superfície da raiz da leguminosa. A interação de fatores específicos Nod e seus receptores correspondentes é a base para a especificidade de hospedeiro-simbiontes. Os fatores Nod são oligossacarídeos de lipoquitina que se ligam a uma classe específica de receptores do tipo quinase (RLKs, receptor-like kinases), que contêm motivos lisina (LysM) de ligação à N-acetilglicosamina no domínio extra695 Capítulo 23 e Interações Bióticas celular. (O termo lisina refere-se a uma enzima que hidrolisa os peptidoglicanos das paredes de células bacterianas.) Os primeiros receptores quinases com domínio LysM foram identificados na leguminosa Lotus japonicus, a qual tem dois receptores: receptor de fator Nod 1 e 5 (NFR1 e NFR5; NFR, Nod factor receptor). Ambos os receptores apresentam três domínios LysM extracelulares que reconhecem os fatores Nod de modo específico (Figura 23.2). NFR1 e NFR5 também contêm domínios intracelulares semelhantes às proteínas quinase de serina/treonina de plantas, mas somente NFRI1 apresenta atividade de quinase. Apesar disso, acredita-se que as duas proteínas se liguem a fatores Nod no estado de heterodímero (ver Figura 23.2). Após a ligação a fatores Nod, o heterodímero NFR inicia dois processos separados. O primeiro envolve uma rota de sinalização que facilita o próprio processo de infecção. O segundo envolve a ativação de um conjunto de genes que regulam a formação de nódulos na raiz. Acredita-se que um segundo tipo de receptor, denominado receptor do tipo quinase de simbiose (SYMRK, symbiosis receptor-like kinase), participe em ambos os processos. SYMRK possui um domínio extracelular que inclui uma região com repetições ricas em leucina (LRR, leucine rich repeat) e um domínio proteína quinase intracelular. O receptor SYMRK é requerido não só para a interação de leguminosas com rizóbios, mas também para as interações da actinobactéria Frankia com as raízes de plantas actinorrízicas, como a árvore Casuarina glauca e a cucurbitácea Datisca glomerata. Por isso, ele é parte da rota comum de simbiose, que é ativada tanto em associações com rizóbios e actinorrízicos quanto nas simbioses com micorrizas arbusculares. Após a ligação aos fatores Nod, acredita-se que o SYMRK ative as etapas subsequentes compartilhadas por essas associações, incluindo as flutuações da concentração de cálcio (spiking de cálcio), para dentro e em torno do núcleo da célula infectada da epiderme, o que causa a ativação dos genes simbióticos essenciais (Figura 23.3). As etapas finais que levam à nodulação

envolvem a sinalização por citocinina (ver Capítulo 15). Associações com micorrizas arbusculares e simbiose de fixação de nitrogênio envolvem rotas de sinalização Em leguminosas, SYMRK e vários outros genes simbióticos essenciais são requeridos para a nodulação e para a formação da micorriza arbuscular. Isso sugere que a interação entre leguminosas e rizóbios fixadores de nitrogênio evoluiu a partir de interações mais antigas entre plantas e fungos micorrízicos. Como já mencionado, os sinais-chave da simbiose são os oligossacarídeos de lipoquitina denominados fatores Nod. Da mesma forma, o fungo micorrízico arbuscular Glomus intraradices libera oligossacarídeos de lipoquitina, denominados fatores Myc, que estimulam a formação de micorrizas em uma grande diversidade de plantas. As simbioses com fixadores de nitrogênio e com micorrizas arbusculares também podem envolver receptores relacionados. A Parasponia andersonii é uma árvore tropical

696 Unidade Ill * Crescimento e Desenvolvimento Fator NOD Domínio LysM Domínio RR Domínio 1. quinase Oscilações ,] 1 1 I I I] 1 . I de cálcio Rota comum — de simbiose | I O) Ativação dos genes simbióticos essenciais (4) À, NODULAÇÃO 4 Za Figura 23.3 Oscilações de cálcio em um pelo emergente de raiz de ervilha (Pisum sativum), em resposta à adição de fator Nod. A célula tinha sido previamente injetada com um fluorocromo sensível ao cálcio. Oscilações proeminentes de cálcio (spiking de cálcio) Figura 23.2 Modelo para sinalização de fator Nod na epiderme da raiz. (De Gough e Cullimore, 2011; Markmann e Parniske, 2009.) 1. A ligação dos fatores Nod aos receptores de fator Nod (NFRs), os quais contêm domínios LysM extracelulares, inicia uma interação com receptores do tipo quinase SYMRK conservado contendo um domínio com repetições ricas em leucina. 2. A interação entre NFR e SYMRK inicia oscilações de cálcio no núcleo, provavelmente via uma segunda molécula mensageira. 3. Os genes simbióticos essenciais são ativados. 4. A sinalização por citocinina é iniciada. 5. A sinalização por citocinina leva a alterações morfológicas associadas à nodulação. AFr/Fr (35%) Núcleo s LA (as = ra = (ra q | | | | | Célula AFr/Fr (35%) Tempo (min) ocorrem em torno do núcleo, com flutuações mais fracas no ápice. Nenhuma fluorescência de cálcio ocorre na parte principal da célula. (De Oldroyd e Downie, 2004, cortesia de S. Walker, John Innes Centre.)


Domínio quinase
NFR1
NFR5
NFR
Domínio quinase
SYMRK
2
Oscilações de cálcio
Rota comum de simbiose
Núcleo
3
Ativação dos genes simbióticos essenciais
4
Sinalização de citocinina
5
NODULAÇÃO

não leguminosa que estabelece simbiose com rizóbios fixadores de nitrogênio. Embora essa planta esteja apenas remotamente relacionada a leguminosas, ela apresenta um receptor LysM que é necessário para a formação de micorriza e para a nodulação das raízes induzida pela bactéria Rhizobium. Os receptores de fator Nod são também relacionados a dois receptores identificados em Arabidopsis e arroz (Oryza sativa), angiospermas não noduladoras. Esses receptores são necessários para a percepção de oligômeros de quitina relacionados à defesa, compostos que são uma assinatura química dos fungos e são estruturalmente relacionados com fatores Nod e fatores Myc. Isso sugere que, durante a evolução, um receptor LysM na planta, envolvido na sinalização de defesa, foi recrutado para ativar genes envolvidos em associações simbióticas. Rizobactérias podem aumentar a disponibilidade de nutrientes, estimular a ramificação da raiz e proteger contra patógenos As raízes das plantas fornecem um hábitat rico o em nutrientes para a proliferação das bactérias do solo que se desenvolvem em exsudatos e lisados, os quais podem representar até 40% do carbono total fixado pela fotossíntese. As densidades de população de bactérias na rizosfera podem ser até 100 vezes mais elevadas do que no solo total, e até 15% da superfície da raiz podem ser cobertos por microcolônias de várias cepas bacterianas. Ao mesmo tempo que utilizam os nutrientes que são liberados da planta hospedeira, essas bactérias também secretam metabólitos na rizosfera. Um grupo amplamente definido como rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (PGPR, plant growth promoting rhizobacteria) fornece vários benefícios para plantas em crescimento (Figura 23.4). Por exemplo, os voláteis produzidos pela bactéria Bacillus subtilis aumentam a liberação de prótons por raízes de Arabidopsis em meio de cultura com deficiência de ferro, facilitando, assim, a absorção desse elemento. O aumento resultante no teor de ferro das plantas tratadas com voláteis de B. subtilis está correlacionado com o maior teor de clorofila, a maior eficiência fotossintética e o aumento de tamanho. Os voláteis de B. subtilis também modificam a arquitetura do conjunto de raízes, pois alteram o comprimento das raízes e a densidade de raízes laterais. As PGPRs podem também controlar o acúmulo de organismos prejudiciais no solo, como no caso da supressão do fungo patogênico Gaeumannomyces graminis por uma

espécie de Pseudomonas, que sintetiza o composto antifúngico 2,4-diacetilfloroglucinol. Os microrganismos PGPRs podem ainda fornecer proteção cruzada contra organismos patogênicos ativando a rota de resistência sistêmica induzida, Patógenos do solo 697 Capítulo 23 e Interações Bióticas Regulação da percepção de quorum (quorum sensing) bacteriano pela planta Voláteis e sideróforos Nutrientes, outros exsudatos Promoção das defesas vegetais pelas bactérias Percepção de quorum O) ig Antibióticos 8o A 0-9 by O o. E 457 cooperação ; = = competição Rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (PGPRs) Figura 23.4 Diagrama das interações entre plantas e rizobactérias promotoras do crescimento vegetal, como Pseudomonas aeruginosa, que libera antibióticos ou sideróforos para o solo, aliviando o estresse abiótico ou biótico da planta. A planta exerce controle sobre a população bacteriana mediante regulação das rotas de sinalização do quorum sensing bacteriano pela liberação de exsudatos pelas raízes. (De Goh et al., 2013.) que será discutida mais adiante neste capítulo. Além disso, vários estudos têm sugerido que Pseudomonas aeruginosa pode aliviar os sintomas de estresses biótico e abiótico pela liberação de antibióticos ou sideróforos para remoção de ferro (ver Capítulo 13). As quantidades dos compostos liberados por P. aeruginosa são controladas por sinalização por percepção de quorum (quorum sensing), que é ativado quando a densidade populacional da bactéria atinge determinado nível. As plantas podem influenciar a quantidade de antibióticos ou sideróforos lançados pelas rizobactérias pela produção de exsudatos da raiz, que regulam rotas de quorum sensing bacterianas. Interações nocivas entre plantas, patógenos e herbívoros A patologia vegetal é o estudo de doenças de plantas. Os microrganismos que provocam doenças infecciosas em plantas abrangem fungos, oomicetos, bactérias e vírus. A maioria dos fungos pertence aos Ascomicetos, que

produzem esporos em esporângios chamados ascos, e aos Basidiomicetos, que produzem esporos em uma estrutura em forma de clava chamada basídio. Os oomicetos são organismos semelhantes aos fungos que incluem alguns dos patógenos vegetais mais destrutivos da história, incluindo o gênero Phytophthora, causador da requeima da batata da Grande Fome Irlandesa (1845-1849). As bactérias fitopatogênicas também causam muitas doenças graves de plantas, mas estão em menor número e são menos devastadoras do que as doenças causadas por fungos e vírus. Além de patógenos microbianos, cerca da metade de quase 1 milhão de espécies de insetos se alimenta de plantas. Em mais de 350 milhões de anos de coevolução planta-inseto, os insetos desenvolveram diversos estilos e comportamentos alimentares. As plantas, por sua vez, desenvolveram mecanismos para se defender contra a herbivoria de insetos, incluindo barreiras mecânicas, defesas químicas constitutivas e defesas induzidas diretas e indiretas. Aparentemente, esses mecanismos de defesa têm sido eficazes, uma vez que a maioria das espécies vegetais é resistente à maioria das espécies de insetos. Na verdade, cerca de 90% dos insetos herbívoros estão restritos a uma única família de plantas ou algumas espécies de plantas intimamente relacionadas, enquanto apenas 10% são generalistas. Isso sugere que a grande maioria das interações planta-herbívoro envolveu a coevolução. (A) Barreiras mecânicas fornecem uma primeira linha de defesa contra insetos-praga e patógenos As barreiras mecânicas, incluindo estruturas de superfície, cristais minerais e movimentos foliares tigmonásticos (induzidos por toque), muitas vezes fornecem uma primeira linha de defesa contra predadores e patógenos para muitas espécies vegetais. As estruturas de superfície mais comuns são espinhos, gloquídios acúleos e tricomas (Figura 23.5). Os espinhos são ramos modificados, como em citros e acácia; gloquídios são estruturas agrupadas encontradas em alguns cactos; os acúleos são oriundos principalmente da epiderme e, portanto, podem ser facilmente arrancados do caule, como em roseiras. Essas estruturas possuem extremidades pontudas e afiadas, que protegem fisicamente as plantas contra herbívoros maiores, como mamíferos, embora sejam menos eficazes contra herbívoros pequenos, como os insetos-praga, que podem facilmente ultrapassar essas defesas e alcançar as partes

comestíveis da folha. Os tricomas proporcionam uma defesa mais eficaz contra insetos, com base em seus mecanismos de deterrência física e química. Eles possuem formas variadas, podendo ser simples ou glandulares. Os tricomas glandulares armazenam metabólitos secundários específicos da espécie (discutidos na próxima seção), como fenóis e terpenos, (B) Figura 23.5 Exemplos de barreiras (0) mecânicas desenvolvidas pelas plantas. (A) Espinhos em um limoeiro (Citrus sp.) são ramos modificados, como pode ser visto por sua posição na axila de uma folha. (B) Gloguídios, que são característicos de cactos (Opuntia spp.) no Novo Mundo, são folhas modificadas. (C) Acúleos podem ser encontrados no caule e no pecíolo de roseiras (Rosa spp.) e são formados pela epiderme. (D) Tricomas em caules e folhas de tomateiro (Solanum lycopersicum) também são derivados de células epidérmicas. (Fotografias O J. Engelberth.) (D)

Compostos na urtiga oH O (0) oH Ácido tartárico Ho em uma bolsa formada entre a parede celular e a cutícula. Mediante contato, essas bolsas rebentam e liberam seus conteúdos, e o cheiro forte e o sabor amargo desses compostos repelem os insetos herbívoros. As folhas da urtiga (Urtica dioica) possuem “tricomas urticantes” altamente especializados que formam uma barreira física e química eficaz contra herbívoros maiores. As paredes celulares desses tricomas ocos, semelhantes a agulhas, são reforçadas com vidro (silicatos) e preenchidas com um desagradável “coquetel” de histamina, ácido oxálico, ácido tartárico, ácido fórmico e serotonina (Figura 23.6), o que pode causar grave irritação e inflamação. Antes de entrar em contato, a ponta do tricoma é coberta por uma pequena ampola vítrea, com uma ponta afiada que facilmente se desprende quando tocada por um herbívoro (ou um ser humano sem sorte que acidentalmente toca nela). A pressão de contato empurra o tricoma semelhante a uma agulha para baixo sobre o tecido esponjoso na base, que atua como o êmbolo de uma seringa para injetar o coquetel na pele. Além de servirem como barreiras à herbivoria de insetos, os tricomas — quando dobrados ou danificados — também podem atuar como sensores de herbívoros, mediante envio de sinais elétricos ou químicos às células adjacentes. Tais sinais podem desencadear a indução de compostos de defesa no mesofilo da folha. Um tipo diferente de obstáculo mecânico para a herbivoria é criado por cristais minerais que estão presentes em muitas espécies vegetais. Por exemplo, cristais de sílica, chamado fitólitos, formam-se nas paredes das células epidérmicas, e por vezes nos vacúolos, de Poaceae. Os fitólitos conferem dureza às paredes celulares e dificultam para os insetos herbívoros a mastigação das folhas de gramíneas. As paredes celulares da cavalinha (Equisetum hyeHo H Non no? (o) NH, | Serotonina 699 Capítulo 23 e Interações Bióticas Figura 23.6 Tricomas de urtigas (Urtica dioica) têm uma base multicelular e uma (o) única célula pontiaguda proeminente. A parede celular dessa célula única é reforçada por silicatos e quebra facilmente mediante contato, libertando um “coquetel” de metabólitos secundários que podem causar grave irritação na pele de animais. : (o) Ácido oxálico H“SoH Ed j male), contêm tanta sílica que os natiÁcido fórmico vos nos Estados Unidos e no México usavam as hastes para polir panelas. ad Os cristais de oxalato de

cálcio HN NH, estão presentes nos vacúolos de muitas espécies e podem ser distribuídos uniformemente por toda a folha ou ficar restritos a células especializadas chamadas idioblastos (ver Figura 1.350). Alguns cristais de oxalato de cálcio formam feixes de estruturas semelhantes a agulhas denominadas ráfides (Figura 23.7), que podem ser prejudiciais para os herbívoros de maior porte. Mais de 200 famílias de plantas contêm esses cristais, incluindo espécies dos gêneros Vitis, Agave e Medicago. As ráfides apresentam os ápices extremamente afiados, capazes de penetrar o tecido mole da garganta e do esôfago de um herbívoro. Dieffenbachia, uma planta doméstica tropical, rica em ráfides, é chamada de “dumb cane” (“cana-do-mudo”), pois mascar as folhas leva à perda temporária da voz devido a uma reação inflamatória. Além de causar Histamina 40 um Figura 23.7 Cristais de oxalato de cálcio (ráfides) em folhas de agave (Agave weberi). Essas ráfides são altamente empacotadas em células especializadas, os idioblastos, e liberadas quando a célula é danificada. Observar o tamanho e as extremidades pontiagudas dessas estruturas.

 danos mecânicos, as ráfides podem ainda permitir que outros compostos tóxicos produzidos pela planta penetrem pelos ferimentos que provocam. Mesmo os cristais de oxalato de cálcio prismáticos têm efeitos abrasivos sobre os apêndices bucais de insetos herbívoros, especialmente as mandíbulas, atuando, assim, como um impedimento mecânico para insetos, moluscos e outros herbívoros. Outro meio diferente de evitar a herbivoria é empregado pela sensitiva (Mimosa spp.), cujas folhas são compostas de muitos folíolos individuais que são conectados à nervura central por uma estrutura chamada de pulvino. Esse pulvino funciona como uma dobradiça acionada pelo turgor, permitindo que cada par de folíolos se dobre em resposta a vários estímulos, incluindo toque, dano, calor e ciclos diurnos (nictinastia), e em resposta ao estresse hídrico. Se um inseto herbívoro tenta morder um folíolo de mimosa, o folíolo danificado dobra-se imediatamente, e a resposta logo propaga-se para os outros folíolos não danificados. Se o sinal de estresse for suficientemente forte, toda a folha colapsa, devido à ação de outro pulvino localizado na base do pecíolo. Tais movimentos rápidos de folíolos e folhas podem afastar insetos fitófagos e herbívoros pastejadores, surpreendendo-os (Figura 23.8).

Os metabólitos secundários vegetais podem afastar insetos herbívoros

Os mecanismos de defesa química compreendem uma segunda linha de defesa contra pragas e patógenos. As plantas produzem uma grande diversidade de produtos químicos que podem ser classificados como metabólitos primários e secundários. Os metabólitos primários são aqueles compostos que todas as plantas produzem e que estão diretamente envolvidos no crescimento e no desenvolvimento. Isso inclui açúcares, aminoácidos, ácidos graxos, lipídeos e nucleotídeos, assim como moléculas maiores, que são sintetizadas a partir deles, como proteínas, polissacarídeos, membranas, DNA e RNA. Os metabólitos secundários (ou metabólitos especializados), ao contrário, são altamente espécie-específicos e em geral (B) Figura 23.8 As folhas da sensitiva (Mimosa spp.) respondem rapidamente (em poucos segundos) ao toque, dobrando seus folíolos individuais. Esse movimento rápido pode inibir insetos herbívoros. (A) Folhas não tocadas (controle). (B) Folhas 5 segundos após o toque. (Fotografias O J. Engelberth.) pertencem a uma das três principais classes de

moléculas: terpenos, compostos fenólicos ou alcaloides (Figura 23.9; ver também Ensaio 23.1 na internet). Uma exceção importante a essa regra é o grupo de cinco hormônios vegetais — citocininas, giberelinas, brassinosteroides, ácido abscísico e estrigolactona — todos derivados de uma dessas rotas. Porém, eles são considerados metabólitos primários, pois todas as plantas necessitam deles para seu crescimento e desenvolvimento e, portanto, possuem a maquinaria bioquímica para sua síntese. A auxina e o etileno são hormônios sintetizados pelo metabolismo primário, uma vez que seus precursores são aminoácidos. INTERAÇÕES COM O AMBIENTE EXTERNO Respostas a estresses bióticos, respostas a estresses abióticos e interações benéficas Figura 23.9 Os metabólitos secundários estão localizados na interface entre o metabolismo primário e a interação dos organismos com seu ambiente. Como tal, eles desempenham um papel importante na resposta de defesa da planta contra pragas e patógenos, na regulação das interações benéficas, incluindo a atração de polinizadores, e como moduladores da resposta ao estresse abiótico.

(A) Cicuta sp. Cicutoxina “0 ON H É Digitoxina As plantas armazenam compostos tóxicos constitutivos em estruturas especializadas As plantas podem sintetizar uma ampla gama de metabólitos secundários que apresentam efeitos negativos sobre o crescimento e o desenvolvimento de outros organismos e que podem, portanto, ser considerados como tóxicos. Exemplos clássicos de plantas que são tóxicas para os seres humanos são a cicuta (Cicuta spp.) e a dedaleira (Digitalis spp.) (Figura 23.10). Os metabólitos que causam sintomas em seres humanos são bem conhecidos e demonstram o potencial dessas moléculas como agentes de defesa contra mamíferos herbívoros. Em alguns casos, esses compostos provaram ser úteis para fins medicinais. Por exemplo, o poliacetileno cicutoxina de cicuta prolonga a fase de repolarização de potenciais de ação neuronais, presumivelmente pelo bloqueio dos canais de K* dependentes de voltagem. O princípio ativo na dedaleira, a digitoxina, é um cardenolídeo, um dos dois grupos de glicosídeos cardiotônicos esteroidais produzidos por plantas. Os cardioglicosídeos são drogas usadas para tratar a insuficiência cardíaca e a arritmia cardíaca. A digitoxina inibe a bomba de Na*/K'-ATPase nas membranas das células do coração, levando ao aumento da contração do miocárdio. Os metabólitos secundários produzidos constitutivamente e que se acumulam nas células poderiam potencialmente ter efeitos tóxicos sobre a própria planta. Para evitar a toxicidade, esses compostos devem ser armazenados de forma segura em compartimentos celulares à prova de vazamentos, devendo também ser relativamente isolados de tecidos sensíveis, devido a danos celulares que podem ser causados pelo vazamento. As plantas, portanto, tendem 701 Capítulo 23 e Interações Bióticas Figura 23.10 As defesas químicas constitutivas são eficazes contra muitos herbívoros diferentes, incluindo insetos e mamíferos. A cicuta (Cicuta sp.) produz cicutoxina, um poliacetileno que prolonga a repolarização de potenciais de ação neuronais. O princípio ativo na dedaleira (Digitalis sp.) é a digitoxina, um glicosídeo cardíaco que inibe a atividade ATPase e pode aumentar a contração do miocárdio. (Fotografia O J. Engelberth.) a acumular metabólitos secundários tóxicos em organelas de armazenamento, como vacúolos, ou em estruturas anatômicas especializadas, como canais resiníferos, laticíferos (células produtoras de látex) ou tricomas glandulares. Após um

ataque por herbívoros ou patógenos, as toxinas são liberadas e tornam-se ativas no local do dano, sem afetar negativamente as áreas vitais de crescimento. Os canais resiníferos de coníferas, encontrados no córtex e no floema, contêm uma mistura de diversos terpenos, incluindo monoterpenos bicíclicos, como a-pineno e B-pineno, terpenos monocíclicos, como limoneno e terpinoleno, e sesquiterpenos tricíclicos, incluindo longifoleno, cariofileno e ácidos ô-cadineno, bem como ácidos resiníferos, que são liberados imediatamente após dano por herbívoros (Figura 23.11). Uma vez liberados, eles podem ser diretamente tóxicos a um inseto herbívoro ou atuar como um adesivo que pode unir as peças bucais do animal. Em casos extremos, a resina pode até envolver todo o inseto ou patógeno, levando à morte do organismo agressor. A maioria dos canais resiníferos em coníferas é considerada defesa constitutiva, embora também possa ser induzida após um dano causado por herbívoros. A formação desses canais resiníferos adventícios, por vezes referidos como canais resiníferos de trauma, assim como a biossíntese de resina, é regulada pelo hormônio metiljasmonato, um derivado do ácido jasmônico (discutido mais adiante no capítulo). Os laticíferos são compostos de células que produzem um líquido leitoso, constituído de componentes emulsificados que coagulam após exposição ao ar. Esse líquido muitas vezes também é referido como látex. Em comparação com as resinas, o látex normalmente é muito

 (A) Canal resinífero Células secretoras o a Glóbulos de resina Figura 23.11 (A) Canal resinífero no lenho de um pinheiro (Araucaria sp.). Observa-se que o canal resinífero é circundado por células secretoras que liberam componentes de resina no seu sistema. (B) Mediante ferimento, a resina é liberada no local danificado, onde veda o dano e atua como repelente contra possível herbivoria. (C) Componentes comuns da resina, principalmente terpenos. (Fotografia O J. Engelberth.) mais complexo e pode conter proteínas e açúcares, além de metabólitos secundários tóxicos ou repelentes. Os laticíferos podem consistir em uma série de células fusionadas (laticíferos articulados) ou uma célula longa sincicial (laticíferos não articulados) (Figura 23.12). A mais notável entre as plantas produtoras de látex é a seringueira (Hevea brasiliensis), que tem sido cultivada comercialmente como fonte de borracha natural. Mediante ferimento, essa planta libera enormes quantidades de látex, que é recolhido e mais tarde convertido em borracha. Essa borracha é constituída por um polímero de isopreno (cis-1,4-poli-isopreno) e pode ter um peso molecular de até 1 milhão de Da. Em condições naturais, a borracha liberada por árvores feridas defende a planta contra herbívoros e patógenos, repelindo-os ou prendendo-os. Laticífero articulado Núcleos Células Amoreira (Morus sp.) Células parenquimáticas parenquimáticas (B) (0) H % Longifoleno 3-cadineno Fr O » Ácido abiético Terpinoleno a-pineno HO Figura 23.12 Os laticíferos são compostos de células individuais e podem ocorrer como sistemas articulados (células individuais ligadas por um pequeno tubo) ou como sistemas não articulados (uma grande célula sincicial). O látex nos laticíferos é liberado mediante dano e, muitas vezes, contém glicosídeos cardiotônicos que repelem os herbívoros. Enquanto a amoreira (Morus sp.) produz um látex leitoso em seus laticíferos articulados, a espirradeira (Nerium oleander) libera um látex claro a partir de laticíferos não articulados. (Fotografias O J. Engelberth.) Laticífero não articulado Espirradeira (Nerium oleander) |

Outra planta comercialmente importante que produz látex é a papoula (Papaver somniferum). O látex dessa planta contém uma elevada concentração de opiáceos, em particular a morfina e a codeína. Quando consumidos, esses compostos ligam-se a receptores opiáceos no sistema nervoso de herbívoros e exercem efeitos analgésicos. O látex produzido por oficial-de-sala (Asclepias curassavica) e táxons afins, como a espirradeira (Nerium oleander), contém quantidades significativas de cardenolídeos, que estão presentes em altas concentrações nos laticíferos. A atividade desses esteroides venenosos é semelhante à da digitoxina (ver anteriormente) e, em concentrações elevadas, pode resultar em parada cardíaca. Os cardenolídeos também ativam centros nervosos no cérebro de vertebrados, induzindo vômito. Os insetos herbívoros generalistas sujeitos a esses compostos ou são repelidos ou sofrem espasmos que levam à morte. Por outro lado, as lagartas especialistas da borboleta-monarca (Danaus plexippus) são insensíveis às toxinas. Elas se alimentam de folhas de A. curassavica e retêm os cardenolídeos. Como consequência, a maioria das aves insetívoras aprende rapidamente a evitar tanto as larvas quanto as borboleta-monarca adultas. A coloração brilhante e distinta das lagartas e borboletas serve para alertar as aves. O percevejo (Oncopeltus fasciatus) e o pulgão (Aphis nerii) do oficial-de-sala também podem incorporar os cardenolídeos em seus corpos e se tornar tóxicos (Figura 23.13). Apesar de todos esses insetos se alimentarem preferencialmente desta espécie, o pulgão e o percevejo também podem se alimentar da espirradeira, que produz oleandrina como seu principal cardenolídeo. Outro fato interessante do oficial-de-sala é que a mosca parasita Zenillia adamsoni pode obter o cardenolídeo de “segunda mão” da lagarta da borboleta-monarca. Quando (A) Borboleta-monarca (Danaus plexippus) E dA (B) Percevejo de oficial-de-sala (Oncopeltus fasciatus) 703 Capítulo 23 e Interações Bióticas a mosca fêmea está pronta para a oviposição, ela procura uma lagarta-monarca e deposita seus ovos em sua superfície. Após a eclosão, as larvas desenvolvem-se dentro da lagarta e a consomem por dentro. Além de usar a lagarta para a alimentação, as larvas da mosca são capazes de armazenar o cardenolídeo tóxico da lagarta e retê-lo até a idade adulta. Frequentemente, as plantas armazenam moléculas de defesa no vacúolo, como conjugados de açúcar, hidrossolúveis e não tóxicos

Um mecanismo comum para o armazenamento de metabólitos secundários tóxicos é conjugá-los a um açúcar, o que também os torna mais hidrossolúveis. Como já descrito, a maioria dos cardenolídeos e outros esteroides tóxicos relacionados é abundante, como glicosídeos no látex e também em outros compartimentos da célula vegetal, como no vacúolo. Para se tornarem ativos, as ligações glicosídicas com frequência precisam ser hidrolisadas, e a ativação descontrolada é impedida pela separação espacial das hidrolases ativadoras e seus respectivos substratos tóxicos. Um bom exemplo dessa separação espacial é encontrado na ordem Brassicales. Os membros das Brassicales produzem glicosinolatos — compostos orgânicos que contêm enxofre, derivados de glicose e um aminoácido — como seus principais metabólitos secundários de defesa (ver Apêndice 4 na internet). A enzima de hidrólise, a mirosinase (uma tioglicosidase), está armazenada em células diferentes daquelas onde estão os substratos. Enquanto as células contendo mirosinase são geralmente livres de glicosinolatos, as células ricas em enxofre (ou células S) contêm em altas concentrações. Quando o tecido é danifi(C) Pulgão de oficial-de-sala (Aphis nerii) Figura 23.13 Enquanto a maioria dos herbívoros é muito sensível aos metabólitos tóxicos presentes no látex de indivíduos de oficial-de-sala e espirradeira, alguns insetos herbívoros incorporam esses compostos em seus corpos e os mostram a seus potenciais predadores, apresentando cores brilhantes. Aqui são mostrados três insetos herbívoros especialistas que se alimentam dessas plantas produtoras de látex: a lagarta da borboleta-monarca (A), o percevejo de oficial-de-sala (B) e o pulgão de oficial-de-sala (C). Destes, os dois últimos usam a espirradeira como fonte de alimento, se as plantas de oficial-de-sala não estiverem disponíveis. (Fotografia O J. Engelberth.)

704 Unidadelll e Crescimento e Desenvolvimento snes raia 23.14 Ra cc a sinolatos em compostos voláteis da Ss Glicose | Tioglicosidase SH Espontâneo um P e à RÉ c Isotiocianato mostarda. R representa vários substiENO SO N ENO SD y tuintes alquila ou arila. Por exemplo, Glicose so," ma CE se Ré CH, = CH—CH,—, o composo. ; a to é sinigrina, o principal glicosinolato Glicosinolato Aglicona Nitrila das sementes de mostarda-preta e raízes de armorácia (raiz-forte). OH E HO "e No S=0 HO 4 "ON OH (o) . . me EA . m- 2 drolisados, gerando agliconas, que são tóxicas não só para | insetos herbívoros, mas também para patógenos. Uma vez Sinigrina que a reação é reversível, DIBOA e DIMBOA podem ser cado, a mirosinase e a mistura de glicosinolatos são liberadas, resultando na produção irreversível de uma aglicona instável, que, em seguida, reorganiza-se, originando uma diversidade de compostos biologicamente ativos, principalmente nitrilas e isotiocianatos (Figura 23.14). Essas "bombas de óleo de mostarda", em particular os isotiocianatos, são muito eficazes contra a maioria dos insetos herbívoros generalistas. Os aromas de mostarda, wasabi, rabanete, couve-de-bruxelas e outras espécies relacionadas são decorrentes da presença de isotiocianatos. Os membros da família Poaceae, que inclui todas as culturas de cereais, usam benzoxazinoides (alcaloides derivados de triptofano) como metabólitos secundários de defesa, produzidos constitutivamente. Benzoxazinoides, especialmente 2,4-di-hidróxi-1,4-benzoxazin-3-ona (DIBOA) e seu derivado 2,4-di-hidróxi-7-metóxi-1,4-benzoxazin-3-ona (DIMBOA), normalmente são armazenados no vacúolo como glicosídeos ligados à D-glicose (Glc; Figura 23.15). Após o dano, os glicosídeos inativos são hiVacúolo Ê o OH da oH DIBOA S - O-Glc ne OH DIBOA-Glc DIBOA-Glc DIMBOA-Glc DIMBOA-Glc HsCO Ç* ê É (o) OH desintoxicados pela formação de glicosídeos, uma reação catalisada por glicosiltransferases. Os benzoxazinoides liberados no solo pelas raízes de milho (Zea mays) e outros membros da família Poaceae também são tóxicos para as plantas vizinhas, mas podem ser desintoxicados por essas plantas por hidroxilação e reações de N-glicosilação. Os glicosídeos cianogênicos representam, particularmente, uma classe de metabólitos secundários tóxicos que contém N. Posterior ao dano nos tecidos, esses glicosídeos são decompostos e liberam o ácido cianídrico (HCN). O cianeto inibe a citocromo c oxidase na

mitocôndria, que bloqueia a cadeia de transporte de elétrons. Como consequência, o transporte de elétrons e a síntese de ATP chegam a um impasse, e a célula finalmente morre. Várias espécies vegetais de importância econômica e nutricional, incluindo o sorgo (Sorghum bicolor) e a mandioca (Manihot esculenta), produzem diferentes tipos de glicosídeos cianogênicos. O principal glicosídeo cianogênico do sorgo é a durrina, que é derivada de tirosina e armazenada como um glicosídeo. No entanto, quando consumido por herbívoros, o glicosídeo é rapidamente hidrolisado, resultando em açúcar e uma aglicona, que é muito instável e libera HCN (Figura 23.16). O. O-Gle Haco O. -O-Gle ECC “ca OH OH Figura 23.15 Em membros da família Poaceae, os benzoxazinoides, alcaloides derivados da rota de triptofano, são os principais metabólitos secundários de defesa. O composto 2,4-di-hidróxi-1,4-benzoxazin-3-ona (DIBOA) e seu derivado 2,4-di-hidróxi-7-metóxi-1,4-benzoxazin-3-ona (DIMBOA) são armazenados no vacúolo como glicosídeos (ligados à D-glicose, Glo). Após o dano, os glicosídeos são hidrolisados e liberam as agliconas tóxicas.

705 Capítulo 23 e Interações Bióticas (A) E Hidroxinitrila RR. — OfAgúcar) Glicosidase R< 0H liase a Es Aa ea ou > SO) + HC=N Bt CEsih - F C=N | espontâneo Açúcar , Glicosídeo Ciano-hidrina Cetona Ácido cianogênico cianídrico (B) OH oH = HO O HO O 40 OH HO HO HO“ “oH da oH Durrina Amigdalina Lotaustralina Linamarina Figura 23.16 (A) Hidrólise enzimática dos glicosídeos cianogênicos para liberar ácido cianídrico. (B) Re R' em (A) representam vários substituintes alquila ou arila. Por exemplo, se R é fenil, R' é hidrogênio, e o açúcar é um dissacarídeo B-gentiobiose, o composto é amigdalina (um glicosídeo cianogênico comum encontrado nas sementes de amêndoa, damasco, cereja e pêssego). Outros compostos que liberam cianeto tóxico são durrina do sorgo, bem como linamarina e lotaustralina da mandioca. O grupo cianeto está marcado por um círculo. A mandioca acumula linamarina e lotaustralina como seus principais glicosídeos cianogênicos (ver Figura 23.16). As raízes da mandioca são fonte importante de proteína em regiões tropicais, mas elas devem ser cuidadosamente preparadas para evitar toxicidade por cianeto. O consumo contínuo de mandioca processada incorretamente, mesmo com baixas concentrações endógenas de glicosídeos cianogênicos, pode levar à paralisia, bem como a danos ao fígado e aos rins. Há muitas outras plantas que produzem metabólitos secundários constitutivos e os armazenam em células ou compartimentos específicos, de onde podem ser liberados após um dano causado por herbívoros ou patógenos. Apesar da presença de moléculas de defesa, os seres humanos muitas vezes apreciam essas plantas, ou partes delas, por suas propriedades medicinais ou sabores culinários. Nenhuma prateleira de temperos estaria completa sem as folhas secas de manjericão, sálvia, tomilho, alecrim e orégano, embora a única razão para os altos teores de metabólitos secundários nessas plantas seja a proteção contra os danos causados por pragas e patógenos. Os níveis constitutivos de compostos secundários são mais elevados em folhas jovens em desenvolvimento do que nos tecidos mais velhos A natureza indeterminada e modular do crescimento vegetativo de plantas significa que sempre haverá um gradiente de idade das folhas maduras para a gema apical. A maioria dos mecanismos de defesa vegetal não é uniformemente distribuída através desse gradiente de idade, mas os mecanismos são continuamente ajustados por

estímulos ambientais e de desenvolvimento. De acordo com a hipótese da defesa ótima, o suprimento limitado de compostos de defesa está concentrado onde é mais necessário para maximizar a adequação ao ambiente. Como as folhas maduras sofrem senescência mais cedo do que as folhas mais jovens e, portanto, têm menos valor, a hipótese prevê que as concentrações de metabólitos secundários devem ser maiores nas folhas mais jovens. De fato, um grande número de estudos tem mostrado que as folhas jovens, em desenvolvimento, têm níveis constitutivos mais elevados de compostos secundários do que as folhas mais velhas. A lista crescente de metabólitos secundários que apresentam esse comportamento particular inclui compostos fenólicos, glicosinolatos, alcaloides, cianeto, furanocumarinas, compostos orgânicos voláteis e proteínas de defesa. Um padrão semelhante de distribuição também foi observado em tecidos subterrâneos. Coerente com a hipótese da defesa ótima, os tecidos jovens não só contêm os níveis mais altos de compostos secundários constitutivos, mas também são mais sensíveis à herbivoria. Assim, as folhas mais jovens exibem defesas induzidas mais robustas contra os herbívoros do que as folhas mais velhas. Respostas de defesa induzidas contra insetos herbívoros Enquanto as defesas químicas constitutivas proporcionam proteção básica para as plantas contra muitos predadores e patógenos e são comuns entre as plantas na natureza, existem desvantagens para esse tipo de estratégia de defesa. Em primeiro lugar, as defesas constitutivas têm alto custo para a planta. A produção de metabólitos secundários requer um investimento significativo de energia derivada do metabolismo primário, que passa então a ser indisponível para uso no crescimento e na reprodução. Essa compensação é mais evidente nas culturas agrícolas, em que a produtividade é aumentada, em parte, pela redução da capacidade da planta de se defender. Em segundo lu

 gar, predadores e patógenos podem se adaptar às defesas químicas constitutivas da planta, como visto no caso da lagarta-monarca e do oficial-de-sala. Certas espécies de insetos herbívoros e patógenos microbianos desenvolveram mecanismos fisiológicos para desintoxicar metabólitos secundários que, de outro modo, seriam letais, podendo até mesmo usar esses compostos para se defender contra seus próprios predadores ou parasitas. Consequentemente, a maioria das plantas desenvolveu sistemas de defesa induzida, apesar de qualquer defesa constitutiva que possam ter. Os sistemas de defesa induzida permitem que as plantas respondam de forma mais flexível a todo o conjunto de ameaças apresentadas por predadores e patógenos. Com base em seu comportamento alimentar, três grandes categorias de insetos herbívoros podem ser distinguidas: 1. Os sugadores de seiva, como os afídeos e a mosca-branca, causam dano pequeno à epiderme e do mesofilo. Os insetos sugadores inserem seu estilete estreito, que é uma peça bucal alongada, nos elementos de tubo crivado (floema) de folhas e caules. A resposta de defesa da planta a esses insetos é mais semelhante à resposta a patógenos do que a herbívoros. Embora a extensão da injúria direta seja pequena, esses insetos podem causar danos muito maiores quando são vetores de vírus. 2. Os sugadores de conteúdo celular, como ácaros e Thrips, são insetos perfuradores/sugadores que causam danos físicos de extensão intermediária às células vegetais. 3. Os insetos mastigadores, como lagartas (larvas de mariposas e borboletas), gafanhotos e besouros, causam os danos mais significativos às plantas. Na discussão que segue neste capítulo, a definição de “herbivoria por insetos” será restrita a esse tipo de dano. Nos próximos parágrafos, são discutidos alguns dos mecanismos pelos quais as plantas reconhecem os insetos herbívoros e como sinalizam defesas que incluem a síntese de novo de proteínas e de metabólitos secundários tóxicos, além do recrutamento de inimigos naturais do “agressor”. Os mecanismos pelos quais as plantas avisam as plantas vizinhas para se prepararem contra a herbivoria também são abordados. As plantas podem reconhecer componentes específicos na saliva dos insetos Para estabelecer uma defesa induzida eficaz contra pragas ou patógenos, a planta hospedeira deve ser capaz de distinguir entre um dano mecânico, como vento ou granizo, e um ataque biótico

real. A maioria das respostas das plantas aos insetos herbívoros envolve tanto a resposta ao ferimento quanto o reconhecimento de certos compostos abundantes na saliva ou na regurgitação dos insetos. Esses compostos pertencem a um grupo amplo de moléculas denominadas eliciadores, os quais podem desencadear respostas de defesa vegetal contra uma diversidade de herbívoros e patógenos. Um termo recentemente criado para eliciadores derivados de insetos é padrões moleculares associados a herbívoros (HAMPs, herbivore-associated molecular patterns). Embora, em algumas plantas, a lesão mecânica repetida possa induzir respostas similares àquelas causadas por herbivoria, algumas moléculas na saliva do inseto podem servir como promotores desse estímulo. Além disso, os eliciadores derivados de insetos podem desencadear sistemicamente rotas de sinalização — ou seja, por toda a planta —, iniciando, assim, as respostas de defesa que podem minimizar danos futuros em regiões distais do vegetal (ver também Ensaio 23.1 na internet). Os primeiros eliciadores identificados na saliva dos insetos foram os ácidos graxos conjugados a aminoácidos (ou ácidos graxos amidas) nas secreções orais das larvas da lagarta-da-beterraba (Spodoptera exigua). Foi demonstrado que esses compostos eliciam uma resposta semelhante âquela obtida com insetos mastigadores, mas diferente da resposta observada quando somente a lesão mecânica é provocada. A biossíntese desses conjugados depende da planta como fonte dos ácidos graxos linolênico (18:3) e linoleico (18:2).* Após ingerir tecido vegetal contendo esses ácidos graxos, uma enzima no trato digestório do inseto conjuga o ácido graxo oriundo da planta a um aminoácido derivado do inseto, em geral a glutamina. Em algumas lagartas, o composto resultante da conjugação do ácido Iinolênico com a glutamina é processado pela adição de uma hidroxila na posição 17 do ácido linolênico (Figura 23.174). Esse composto, N-(17-hidroxilinolenoil)-L-glutamina, foi denominado volicitina, devido a seu potencial de indução de metabólitos secundários voláteis em plantas de milho. Desde a descoberta da volicitina, diversos ácidos graxos amidas foram identificados, não só em espécies de lepidópteros, mas também em grilos e moscas-da-fruta, e a maioria deles exibiu atividade de eliciador quando aplicada nas plantas. Enquanto os ácidos graxos amidas apresentam uma ampla gama de atividade entre diferentes espécies vegetais, pouco se sabe sobre os eventos de sinalização imediatos induzidos por esses compostos. A

volicitina liga-se rapidamente às membranas plasmáticas isoladas de folhas de milho de uma maneira típica de receptor-ligante. Embora isso implique na existência de um receptor específico de ácido graxo amida na superfície da célula, tal proteína ainda não foi identificada. Os ácidos graxos modificados secretados por gafanhotos atuam como eliciadores de acúmulo de ácido jasmônico e emissão de etileno Uma nova classe de eliciadores derivados de insetos foi isolada e caracterizada a partir das secreções orais de um gafanhoto (Schistocerca americana). Até agora, esses iliciadores foram encontrados somente na subordem Caelifera, sendo então denominados caeliferinas (Figura 23.17B). *Lembre-se que a nomenclatura dos ácidos graxos é padronizada por XY, onde X é o número de átomos de carbono e Y é o número de ligações duplas cis.

(A) | o = > -CHa oH Volicitina N-(17-hidroxilinolenoil)-L-glutamina) (B) OH 0=5=0 o a o) | ds a a a A HO CaeliferinaA 16:1 OH 0=S=0 fo) o o [AAA PR RR st o 1 3>N ed “G CaeliferinaB16:1 Figura 23.17 Estruturas dos principais eliciadores derivados de insetos. (A) Conjugados de ácido linolênico-aminoácido, como volicitina, induzem a liberação de metabólitos secundários voláteis em plântulas de milho. Esses compostos e seus análogos de ácido linoleico foram encontrados na regurgitação das larvas de várias espécies de lepidópteros, e mais recentemente em grilos e larvas de Drosophila. (B) Caeliferinas foram isoladas e identificadas a partir da regurgitação de Schistocerca americana. Caeliferinas no grupo A com hidroxilas nas posições a (1) e q (2) são sulfatadas. Caeliferinas no grupo B são diácidos com um sulfato na posição a (1) e uma glicina conjugada no q carboxil (3). Pouco se conhece sobre a atividade biológica das caeliferinas do tipo B. As caeliferinas são também compostos baseados em ácidos graxos com uma cadeia de 15 a 19 carbonos e geralmente são saturadas ou monoinsaturadas. Para caeliferinas do grupo A, hidroxilas nas posições a e q (ômega) são sulfatadas (ver Figura 23.17B). Caeliferinas do grupo B são diácidos com um sulfato na posição a e uma glicina conjugada ao q carboxil. Em um bioensaio de voláteis com plântulas de milho, a caeliferinaA16:1 mostrou ser o composto mais ativo desse grupo de eliciadores, enquanto a caeliferina A 16:0 foi ativa em Arabidopsis. A aplicação de caeliferina A no local de lesão em Arabidopsis induziu um pico transitório de produção de etileno e um aumento significativo do acúmulo de ácido jasmônico em comparação com a planta que sofreu somente a lesão. Até o momento, a caeliferina A16:0 é o único eliciador derivado de inseto com atividade biológica em Arabidopsis. A atividade biológica de caeliferinas parece ser espécie-específica. Nem as leguminosas ou as solanáceas respondem a esse eliciador com aumento da sinalização de defesa. Ao contrário dos ácidos graxos amidas, as caeliferinas não derivam das plantas. Além de apresentarem cadeias de comprimentos irregulares, elas são caracterizadas por uma ligação dupla de configuração trans. Nenhuma dessas características está presente em plantas, sugerindo a origem dessas moléculas nos gafanhotos. 707 Capítulo 23 * Interações Bióticas Os insetos sugadores ativam rotas de sinalização de defesa semelhantes àquelas ativadas por infecções por patógenos Embora os insetos sugadores, como

pulgões, causem pouco dano mecânico às plantas, eles são sérias pragas agrícolas e podem reduzir significativamente a produtividade das culturas. Na natureza, as plantas desenvolveram mecanismos para reconhecer e se defender contra insetos sugadores de seiva do floema. Diferentemente dos insetos perfuradores-mastigadores, que infligem danos graves ao tecido, resultando na ativação da rota de sinalização do ácido jasmônico (discutido a seguir), os sugadores ativam a rota de sinalização do ácido salicílico, que geralmente está associada a infecções por agentes patogênicos. Como a resposta de defesa para sugadores de seiva envolve complexos receptor-ligante, que estão intimamente relacionados àqueles envolvidos na resposta a patógenos, os mecanismos de sinalização dessa classe de herbívoros são descritos no final do capítulo, quando são discutidas as infecções microbianas. A sinalização de cálcio e a ativação da rota da MAP-quinase são eventos iniciais associados à herbivoria de insetos Quando as plantas reconhecem eliciadores da saliva de insetos, uma rede complexa de transdução de sinal é ativada. Um aumento na concentração de Ca? citosólico ([Ca?].,) é um sinal precoce que medeia as respostas induzidas por eliciadores derivados de insetos. Ca?! é um mensageiro secundário ubíquo em múltiplas respostas celulares de todos os sistemas eucarióticos (ver Capítulo 15). Sob condições normais, [Ca"]., é muito baixa (cerca de 100 nM). Após a estimulação por um eliciador, os íons Ca? são rapidamente liberados para o citosol a partir de compartimentos de reserva, como mitocôndrias, retículo endoplasmático, vacúolos e parede celular. Em seguida, o aumento dos níveis de Ca? no citosol ativa uma série de proteínas-alvo, como a calmodulina e outras proteínas de ligação ao Ca?*, bem como proteínas quinases dependentes de Ca", que posteriormente ativam alvos a jusante da rota de sinalização. Esses alvos a jusante em geral incluem a fosforilação de proteínas e a ativação transcricional de respostas específicas ao estímulo. Embora pouco se conheça sobre o papel detalhado do Ca? na sinalização das defesas contra herbívoros, evidências emergentes sugerem fortemente que ele desempenhe um papel importante. Em feijão-fava (Phaseolus lunatus), por exemplo, os aumentos mais significativos na concentração de Ca?* citosólico em resposta à herbivoria de insetos ocorrem em camadas celulares mais próximas do local do dano, mas também são detectáveis em níveis mais baixos em tecidos mais distantes. Em Arabidopsis, um regulador da

transcrição de ligação à calmodulina chamado IQD1 foi identificado como um mediador importante das respostas de defesa contra insetos herbívoros. O IQD1 liga-se à calmodulina, uma importante proteína de ligação ao Ca”, de modo depen

 dente de Ca?" e posteriormente ativa genes envolvidos na biossíntese de glicosinolatos. Consequentemente, a superexpressão de IQD1 em Arabidopsis inibe a herbivoria. Esses resultados são consistentes com o papel importante do Ca?* na regulação de mecanismos de defesa anti-herbivoria em plantas. Além do papel do Ca? como ativador de defesas, um estudo mais recente demonstrou que esse composto sinalizador também está envolvido na regulação para baixo (down-regulation) da sinalização de defesa, em particular a rota do ácido jasmônico. Pelo silenciamento gênico, induzido por vírus, de duas proteínas quinase dependentes de cálcio (CDPKs, calcium-dependent protein kinases) no tabaco selvagem (Nicotiana attenuata), demonstrou-se que o acúmulo de ácido jasmônico após a herbivoria continuou por um período muito mais longo do que em plantas do tipo selvagem. Consequentemente, as plantas silenciadas também produziram mais metabólitos de defesa e retardaram de maneira significativa o crescimento de um herbívoro especialista, a lagarta da folha do tabaco (Manduca sexta). A sinalização de defesa induzida por insetos herbívoros também envolve vários tipos de proteínas quinase Cloroplasto . Ácido linolênico Lipoxigenase ASS HDD A Rc E o Ciclização Ácido 12-0xo-fitodienoico (OPDA) Peroxissomo Ácido 12-0xo-fitodienoico COOH | Redução e B-oxidação (o) Cd Ácido jasmônico COOH Citosol COoOoH 00H Ácido 13-hidroperóxi linolênico ativadas por mitógenos (MAPKs, mitogen-activated protein kinases). No tabaco, o silenciamento induzido por vírus dos genes para a proteína quinase induzida por lesão (WIPK, wound-induced protein kinase) e para a proteína quinase induzida por ácido salicílico (SIPK, salicylic acid-induced protein kinase), membros da família MAPK, revelou que ambos estão envolvidos na regulação de defesas anti-herbivoria. Esses genes são significativamente induzidos após a herbivoria de insetos e o tratamento com os eliciadores ácidos graxos amidas. SIPK e WIPK também parecem ser essenciais para os diferentes aspectos da rota do ácido jasmônico (discutida mais adiante neste capítulo). O silenciamento de SIPK afeta principalmente as primeiras etapas na rota biossintética do ácido jasmônico, enquanto as plantas silenciadas para WIPK são prejudicadas em etapas posteriores dessa rota. No tomateiro, pelo menos três MAPKs diferentes são necessárias para ativar completamente defesas contra as lagartas do

tabaco. Da mesma forma, o acúmulo de ácido jasmônico e a produção de metabólitos de defesa foram reduzidos de maneira significativa em plantas silenciadas para esses três genes. Esses exemplos demonstram a importância de um conjunto diversificado de MAPKs na regulação da defesa vegetal contra insetos herbívoros. O ácido jasmônico ativa respostas de defesa contra insetos herbívoros Uma importante rota de sinalização envolvida na maioria das defesas das plantas contra insetos herbívoros é a rota dos octadecanoides, que leva à produção do hormônio ácido jasmônico (AJ) (ver Capítulo 15). Junto com outros produtos derivados de ácidos graxos oxigenados, os octadecanoides pertencem à família das oxilipinas. Os níveis AJ aumentam rapidamente em resposta ao dano causado por insetos herbívoros, desencadeando a formação de muitas proteínas envolvidas nas defesas vegetais. A demonstração direta da ação do AJ na resistência a insetos tem sido resultado de pesquisas em linhagens mutantes de Arabidopsis, tomateiro e milho. Tais mutantes são facilmente mortos por insetos-praga, que normalmente não danificam plantas do tipo selvagem. A aplicação de AJ exógeno restabelece a resistência em níveis próximos aos observados nas plantas selvagens. A estrutura e a biossíntese do AJ têm intrigado os botânicos devido à semelhança com oxilipinas, que são os centros das respostas inflamatórias e de outros processos fisiológicos em mamíferos. Em vegetais, o AJ é sintetizado a partir do ácido linolênico (18:3), Figura 23.18 Etapas na rota de conversão do ácido linolênico (18:3) em ácido jasmônico. A primeira etapa enzimática ocorre no cloroplasto, resultando em um produto cíclico, o ácido 12-0xo-fitodienoico (OPDA). Esse intermediário é transportado para o peroxissomo, onde é inicialmente reduzido e, após, convertido em ácido jasmônico por B-oxidação.

que é liberado dos lipídeos da membrana plasmática e, então, convertido em AJ, conforme ilustrado na Figura 23.18. Duas organelas participam na biossíntese do AJ: cloroplastos e peroxissomos. No cloroplasto, um intermediário derivado do ácido linolênico é transformado em um composto cíclico e, após, transportado para o peroxissomo, onde as enzimas da rota de B-oxidação (ver Capítulo 12) completam a conversão em AJ (ver Ensaio 23.3 na internet). O AJ induz a transcrição de vários genes que codificam enzimas-chave em todas as principais rotas para a produção dos metabólitos secundários. O ácido jasmônico atua por um mecanismo conservado de sinalização de ubiquitina ligase O AJ não só ativa os genes relacionados à defesa, mas também desliga o crescimento. A supressão do crescimento induzida por AJ permite a realocação de recursos para rotas metabólicas envolvidas na defesa. O AJ atua mediante um mecanismo conservado de sinalização baseado na ubiquitina ligase, o qual tem estreita semelhança com aqueles descritos para auxinas e giberelinas (Figura 23.19) (ver Capítulo 15). Embora o AJ não conjugado seja hormonalmente ativo, muitas respostas ao AJ necessitam da ativação desse hormônio mediante conversão em um conjugado de aminoácido, como ácido jasmônico-isoleucina (A]-Ile), para uma atividade ideal. Essa conjugação é realizada por enzimas denominadas proteínas de resistência ao ácido jasmônico (JAR, jasmonic acid resistance), pertencentes à família de enzimas de conjugação de ácido carboxílico. A JAR1, por exemplo, exibe alta afinidade de substrato para AJ e isoleucina e parece ser de especial importância para a sinalização de defesa dependente de AJ. 1. AJ-le forma um complexo com SCFSON, transcrição MYC2. O complexo também leva JAZ à ubiquitinação. D +] Sem transcrição 3. MYC2 é ativado e 2. O complexo SCFCOl-Ae liga-se ao repressor JAZ, removendo-o do fator de Ativação 709 Capítulo 23 e Interações Bióticas Quando os níveis de AJ estão baixos, a expressão de genes de resposta ao jasmonato é reprimida por membros da família de proteínas JAZ (JAZMONATE ZIM-DOMAIN), as quais são reguladores-chave da resposta ao jasmonato. Os repressores JAZ atuam pela ligação do fator de transcrição MYC2, com função na ativação dos genes dependentes de AJ. Além disso, esses repressores mantêm a cromatina em estado “fechado”, impedindo a ligação dos fatores de transcrição de resposta ao AJ aos seus genes-alvo. Para manter a

cromatina no estado inativo, as proteínas JAZ ligam-se à proteína F-box COM, que é um componente essencial do complexo de proteína de SCE! um complexo multiproteico ubiquitina E3 ligase. Duas proteínas adicionais e duas enzimas histonas desacetilase (HDA6 e HDA19) atuam como correpressores junto com o complexo JAZ-COI e são importantes na manutenção da cromatina no estado inativo (ver Figura 23.19). A ligação de AJ-Ile ao correceptor JAZ-COIM leva à ubiquitinação de JAZ pelo complexo SCFSO!-ANe seguida pela degradação de JAZ via proteassomo 268 (ver Figura 23.19). A destruição de JAZ libera o fator de transcrição MYC2, que, após, recruta várias outras proteínas de remodelamento de cromatina e fatores de transcrição que levam à expressão de genes de resposta ao AJ. Interações hormonais contribuem para as interações entre plantas e insetos herbívoros Vários outros agentes de sinalização, incluindo etileno, ácido salicílico e metilsalicilato, com frequência são induzidos por insetos herbívoros. Em particular, o etileno parece desempenhar um papel importante nesse contexto. Quando aplicado isoladamente às plantas, o etileno tem pouco efeito sobre a ativação de genes relacionados à dee a Das e gar Proteassomo 265 Degradação = = =) Nubiquitina 4. JAZ ubiquitinado é degradado por proteassomos. Transcrição transcreve genes dependentes de AJ. Figura 23.19 Sinalização por ácido jasmônico. O ácido jasmônico necessita ser inicialmente conjugado a um aminoácido (aqui a isoleucina) para se ligar à COI1 como parte de um complexo proteico SCFCº" Esse complexo marca JAZ, um repressor de transcrição, levando à degradação dessas proteínas em um proteassomo. Fatores de transcrição como MYC2 iniciam, então, a transcrição de genes dependentes de AJ, incluindo aqueles para a defesa.

710 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento fesa. No entanto, quando aplicado junto com AJ, parece aumentar as respostas a esse hormônio. Do mesmo modo, quando as plantas são tratadas com eliciadores, como ácidos graxos amidas (que por si só não induzem a produção de quantidades significativas de etileno), em combinação com etileno, as respostas de defesa são significativamente aumentadas. Resultados como esses demonstram que é necessária uma ação conjunta desses compostos de sinalização para a ativação completa das respostas de defesa induzidas. O controle multifatorial permite que as plantas integrem vários sinais ambientais na modulação da resposta de defesa. O ácido jasmônico inicia a produção de proteínas de defesa que inibem a digestão de herbívoros Além de ativar as rotas para a produção de metabólitos secundários tóxicos ou repelentes, o AJ também inicia a biossíntese de proteínas de defesa. A maior parte dessas proteínas interfere no sistema digestório de herbívoros. Por exemplo, algumas leguminosas sintetizam inibidores da a-amilase, que bloqueiam a ação da enzima a-amilase, responsável pela digestão de amido. Outras espécies vegetais produzem lectinas, proteínas de defesa que se ligam a carboidratos ou a proteínas contendo carboidratos. Após a ingestão por um herbívoro, as lectinas ligam-se às células epiteliais que revestem o trato digestório e interferem na absorção de nutrientes. Um ataque mais direto sobre o sistema digestório do inseto herbívoro é realizado por algumas plantas por meio da produção de uma protease de cisteína, capaz de romper a membrana peritrófica que protege o epitélio intestinal de muitos insetos. Embora nenhum desses genes seja essencial para o crescimento vegetativo da planta, eles provavelmente evoluíram a partir de genes constitutivos durante a coevolução de plantas e de seus insetos herbívoros. As proteínas antidigestivas mais bem conhecidas nos vegetais são os inibidores de proteases. Encontradas nas leguminosas, no tomateiro e em outros vegetais, tais substâncias bloqueiam a ação das enzimas proteolíticas (proteases) dos herbívoros. Estando no trato digestório desses animais, elas ligam-se especificamente ao sítio ativo de enzimas proteolíticas, como tripsina e quimotripsina, impedindo a digestão das proteínas. Insetos que se alimentam de plantas contendo inibidores de protease sofrem redução nas taxas de crescimento e desenvolvimento, o que pode ser compensado pela

suplementação de aminoácidos em sua dieta. A função dos inibidores de protease na defesa vegetal tem sido confirmada por experimentos com tabaco transgênico. As plantas transformadas para acumular níveis aumentados de inibidores de proteases sofreram menos danos causados por insetos herbívoros do que as plantas não transformadas. Tal como acontece com os glicosinolatos, alguns insetos herbívoros se adaptaram aos inibidores de proteases produzindo proteases digestivas resistentes à inibição. Os danos causados por herbívoros induzem defesas sistêmicas Durante o ataque de herbívoros, o dano mecânico libera enzimas líticas da planta que podem comprometer as barreiras estruturais dos tecidos vegetais. Alguns dos produtos gerados por essas enzimas podem atuar como eliciadores endógenos, chamados padrões moleculares associados ao dano (DAMPs, damage associated molecular patterns). Como será discutido adiante, os DAMPs são reconhecidos por receptores de reconhecimento de padrões (PRRs, pattern recognition receptors) localizados na superfície da célula. Os DAMPs em geral surgem no citoplasma e podem induzir proteção contra uma ampla gama de organismos, uma resposta conhecida como imunidade inata. Os oligogalacturonídeos liberados pela parede celular, por exemplo, podem agir como eliciadores endógenos, embora o sistema de percepção permaneça indefinível. No tomateiro, o ataque de um inseto leva a um rápido acúmulo de inibidores de protease em toda a planta, mesmo em áreas não danificadas, distantes do local do ataque. A produção sistêmica de inibidores de proteases nas plantas jovens de tomateiro é desencadeada por uma sequência complexa de eventos (Figura 23.20): 1. As folhas danificadas de tomateiro sintetizam pró-sistemina, uma proteína precursora grande (200 aminoácidos). 2. A pró-sistemina é processada proteoliticamente e produz um pequeno polipeptídeo (18 aminoácidos) DAMP chamado sistemina. 3. A sistemina é liberada no apoplasto pelas células danificadas. 4. No tecido adjacente (parênquima floemático), a sistemina liga-se a seu receptor de reconhecimento de padrões na membrana plasmática (ver seção Defesas vegetais contra patógenos e Ensaio 23.4 na internet). 5. O receptor da sistemina ativado torna-se fosforilado e ativa a fosfolipase A2 (PLA2). 6. A PLA? ativada gera o sinal que inicia a biossíntese de AJ. 7. O AJ é, então, transportado via floema sistemicamente pela planta por um mecanismo ainda desconhecido. 8. O AJ é captado pelos tecidos-

alvo e ativa a expressão de genes que codificam os inibidores de proteases. Embora se acreditasse que os sinais peptídicos, como a sistemina, eram restritos às solanáceas, nos últimos anos tornou-se claro que espécies de outras famílias também produzem peptídeos como moléculas de sinalização em resposta à herbivoria. Recentemente, um peptídeo sinal, ZmPep3, foi identificado no milho em resposta ao tratamento com eliciador derivado de insetos. Descobriu-se que o ZmPep3, derivado do precursor ZmPROPEP3, era capaz de eliciar respostas de defesa anti-herbivoria, incluindo a produção de benzoxazinoides e a liberação de compostos voláteis. Como são produzidos em resposta ao

Células-alvo Ativação dos 9 genes inibidores / de protease Sistema Translocação vascular no floema Resposta local | da es Cloroplasto Ácido linolênico Peroxissomo Cascata MAPK Biossíntese do ácido jasmônico (ver Figura 23.18) Célula companheira Plasmodesmos Clivagem Célula do parênquima floemático N E C Pró-sistemina Figura 23.20 Rota de sinalização proposta para a rápida indução da biossíntese de inibidor de protease em plantas de tomateiro danificadas. Essas folhas danificadas (embaixo, à esquerda, da figura) sintetizam pró-sistemina nas células do parênquima floemático, e esse peptídeo é processado proteoliticamente, resultando em sistemina. A sistemina é liberada das células parenquimáticas do floema e liga-se a receptores na membrana plasmática das células companheiras adjacentes. Isso ativa uma cascata de - = Sistemina Capítulo 23 e Interações Bióticas 7111 SISTÊMICO Reconhecimento do sinal e resposta Transporte do sinal LOCAL Geração do sinal (polipeptídeo com ação hormonal) sinalização que envolve a fosfolipase A2 (PLA2) e a proteínas quinase ativadas por mitógeno (MAPK), resultando na biossíntese de ácido jasmônico (AJ). O AJ é, então, transportado pelos elementos de tubo crivado, possivelmente de forma conjugada (AJ-X), às folhas intactas, onde inicia uma rota de sinalização nas células-alvo do mesofilo, resultando na ativação dos genes de inibidores de protease. Os plasmodesmos facilitam a dispersão do sinal em várias etapas da rota.

tratamento com eliciador, esses peptídeos parecem servir como intensificadores da resposta de defesa, como no caso da sistemina. Ortólogos do pró-peptídeo ZmPROPEP3 são encontrados também em outras famílias vegetais, incluindo Fabaceae (leguminosas), e podem representar os análogos funcionais da sistemina em outras famílias além das Solanaceae. Genes de receptor tipo glutamato (GLR) são necessários para a sinalização elétrica de longa distância durante a herbivoria Em resposta à herbivoria, o AJ] acumula-se em poucos minutos, tanto localmente, no sítio do dano causado pelo herbívoro, quanto distalmente, em tecidos intactos da mesma folha e de outras folhas. Embora as plantas não possuam sistema nervoso, várias evidências são coerentes com o papel de sinalização elétrica em respostas de defesa, que ocorrem a alguma distância do local do dano causado pelo herbívoro. Por exemplo, o forrageio da larva do curuquerê do algodoeiro egípcio (Spodoptera littoralis) nas folhas de feijoeiro induz uma onda de despolarizações que se propaga para áreas não danificadas da folha. Além disso, a despolarização da membrana plasmática induzida por ionóforo em células de tomateiro resulta na expressão de genes regulados por jasmonato. Medições de potencial de superfície em folhas de Arabidopsis em resposta à mastigação pela larva de S. littoralis confirmaram o papel da sinalização elétrica na propagação da resposta de defesa por jasmonato nas folhas não danificadas. Durante o forrageio, os sinais elétricos induzidos próximos ao local do ataque posteriormente se propagam para as folhas vizinhas a uma velocidade máxima de 9 cm por minuto (Figura 23.21). Uma vez que a transmissão do sinal elétrico é mais eficiente para folhas diretamente acima ou abaixo da folha lesada, o sistema vascular é um bom candidato para a Respostas de defesa Respostas de defesa Respostas de defesa Respostas de defesa Respostas de defesa transmissão dos sinais elétricos às outras folhas. Em todos os sítios que recebem os sinais elétricos, a expressão gênica mediada por jasmonato é ligada e inicia a expressão de genes de resposta de defesa. Uma família de genes de receptor tipo glutamato (GLR, glutamate receptor-like) foi identificada em triagens de mutantes com sinalização elétrica defeituosa. No mutante duplo glr3.3/glr3.6, a onda elétrica não se propaga após o dano, e a expressão de genes de resposta ao jasmonato é reduzida nas folhas distantes do local lesado. A

evidência sugere que, em algumas plantas pelo menos, os genes GLR, os quais foram anteriormente vinculados ao reconhecimento de outros padrões moleculares relacionados a microrganismos, são responsáveis pela sinalização de defesa de longa distância em resposta à herbivoria. A relação da sinalização elétrica com outros tipos de sinalização de defesa de longa distância não está clara. Os voláteis induzidos por herbívoros podem repelir herbívoros e atrair inimigos naturais A indução e a emissão de compostos orgânicos voláteis (também referidos como voláteis) em resposta ao dano causado pela herbivoria por insetos fornecem um excelente exemplo das funções ecológicas complexas dos metabólitos secundários na natureza. Com frequência, a combinação de moléculas emitidas é exclusiva para cada espécie de insetos herbívoros e em geral inclui representantes das três principais rotas do metabolismo secundário: terpenos, alcaloides e compostos fenólicos (ver Ensaio 23.1 na internet). Além disso, em resposta ao dano mecânico, todas as plantas emitem produtos derivados de lipídeos, como os voláteis de folhas verdes (uma mistura de aldeídos de seis carbonos, alcoóis e ésteres) (ver Ensaios 23.5, 23.6 na internet). As funções ecológicas desses voláteis são muitas (Figura 23.22). Com frequência, eles atraem inimigos naturais do inseto atacante — predadores ou parasitas — que utilizam os voláteis como sinais para encontrar suas presas ou hospedeiros para sua progênie. Como observado anteriormente, no milho o eliciador volicitina, que está presente na saliva da lagarta-da-beterraba (Spodoptera exigua), pode induzir a síntese de produtos voláteis que atraem Figura 23.21 Modelo para a resposta de sinalização elétrica de Arabidopsis ao ataque de herbívoros. A lesão na folha causada por herbivoria ativa canais iônicos dos receptores tipo glutamato (GLR) no sistema vascular. Acredita-se que os sinais elétricos se desloquem através do sistema vascular e estimulem a produção do ácido jasmônico (AJ), tanto localmente como em outras folhas. A produção de AJ, em seguida, inicia as respostas de defesa que desencorajam ainda mais a herbivoria. (De Christmann e Grill, 2013.)

Respostas sistêmicas ativadas Parte aérea Parte subterrânea Nematódeos parasitas de insetos Capítulo 23 * Interações Bióticas 713 Atração de inimigos naturais e. Predadores 4 e parasitas Repelência de outros herbívoros Mariposas fêmeas Atração de inimigos naturais Figura 23.22 Funções ecológicas dos voláteis de vegetais induzidos por insetos herbívoros (HIPVs, herbivore-induced plant volatiles). Muitas plantas liberam uma fragrância específica de compostos orgânicos voláteis quando atacadas por insetos herbívoros. Esses produtos voláteis podem consistir em compostos de todas as principais rotas de metabólitos secundários, incluindo terpenos (mono e sesquiterpenos), alcaloides (indol) e fenilpropanoides (metilsalicilato), bem como os voláteis de folhas verdes. Esses voláteis podem atuar como pistas para os inimigos naturais do inseto herbívoro, por exemplo, as vespas parasitas. As partes subterrâneas das plantas podem também liberar parasitoides. Plântulas de milho tratadas com concentrações muito baixas de volicitina liberam quantidades relativamente grandes de terpenos, que atraem as diminutas vespas parasitoides Microplitis croceipes. Por outro lado, os voláteis liberados pelas folhas durante a oviposição (postura de ovos) da mariposa podem atuar como repelentes para outras mariposas fêmeas, impedindo, assim, a nova oviposição e a herbivoria. Muitos desses compostos, embora voláteis, permanecem ligados à superfície da folha e atuam como inibidores do forrageio, devido a seu sabor. Os vegetais são capazes de distinguir entre várias espécies de insetos herbívoros e responder diferencialmente a cada uma delas. Por exemplo, N. attenuata, uma espécie selvagem de tabaco encontrada nos desertos da Great Basin (Estados Unidos), produz níveis altos de nicotina, molécula tóxica para o sistema nervoso central do inseto. Entretanto, quando a planta é atacada por lagartas tolerantes à nicotina, não há aumento nos níveis desse alcaloide. Em compostos voláteis quando atacadas por herbívoros. Foi demonstrado que os voláteis atraem nematódeos parasitas de insetos. Os voláteis também atuam como repelentes para mariposas fêmeas, evitando, assim, a oviposição. Mais recentemente, descobriu-se que os voláteis atuam como sinais de defesa sistêmica em plantas altamente setorizadas, com conexões vasculares interrompidas, e também em curtas distâncias entre plantas. Assim, esses sinais voláteis preparam a planta receptora contra a herbivoria iminente por respostas de defesa preparatórias

(priming), resultando em uma resposta mais rápida e mais forte quando a planta receptora for realmente atacada. vez disso, elas liberam terpenos voláteis que atraem insetos predadores das lagartas (ver Ensaio 23.1 na internet). Evidentemente, as espécies selvagens de tabaco e outras plantas devem possuir maneiras de determinar qual tipo de herbívoro é danoso às suas folhas. Os herbívoros devem sinalizar sua presença pelo tipo de dano que causam ou pelos compostos químicos distintos que liberam em suas secreções orais. Os voláteis induzidos por herbívoros podem servir como sinais de longa distância entre as plantas O papel dos voláteis vegetais induzidos por herbívoros não se limita à mediação de interações ecológicas entre plantas e insetos. Certos voláteis emitidos por plantas infestadas também podem servir como sinais às plantas vizinhas para iniciarem a expressão de genes relacionados à defesa (ver Figura 23.22). Além de vários terpenos, os voláteis de folhas verdes atuam como sinais potentes nesse pro

714 Unidade III e Crescimento e Desenvolvimento cesso. Os voláteis de folhas verdes, que são semelhantes às oxilipinas AJ produzidas a partir do ácido linolênico, são os principais componentes do aroma familiar de grama recém-cortada (ver Ensaio 23.5 na internet). A rota biossintética inicia com o ácido 13-hidroperóxi-linolênico e é catalisada pela enzima hidroperóxido liase (HPL). Os produtos principais dessa rota são Z-3-hexenal, Z-3-hexenol e acetato de Z-3-hexenil e seus respectivos E-2-enantiômeros. Adicionalmente, essa rota produz ácido 12-0xo-Z-9-decenoico, o precursor natural de traumatina, o primeiro hormônio de lesão descrito para as plantas. Embora a rota de HPL tenha sido caracterizada há 100 anos, só recentemente ganhou importância, quando foi demonstrado que os produtos voláteis dessa rota de sinalização servem como potentes sinais inter e intraplantas. Quando as plantas de milho foram expostas a substâncias voláteis de folhas verdes, o AJ e a expressão gênica relacionados ao AJ foram rapidamente induzidos. Mais importante, porém, foi a constatação de que a exposição a substâncias voláteis de folhas verdes preparou as defesas da planta de milho para responder mais fortemente a ataques posteriores por insetos herbívoros. Foi demonstrado que os voláteis de folhas verdes preparam ou sensibilizam os mecanismos de defesa de várias outras espécies vegetais, incluindo feijão-fava (P. lunatus), artemísia (Artemisia tridentata), Arabidopsis thaliana, choupo (Populus tremula) e mirtilo (Vaccinium spp.). Além disso, eles ativam a produção de fitoalexinas e outros compostos antimicrobianos (discutido na seção seguinte; ver também Ensaio 23.6 na internet) e parecem desempenhar um papel importante nas estratégias gerais de defesa das plantas. Os voláteis induzidos por herbívoros também podem atuar como sinais sistêmicos em uma mesma planta Além de fornecerem um sinal para plantas vizinhas, plantas infestadas podem também enviar um sinal volátil para outras partes de si mesmas (ver Figura 23.22). De um ponto de vista evolutivo, essa pode ser a função original desses voláteis. Foi demonstrado que os voláteis atuam como indutores de resistência a herbívoros entre ramos diferentes de artemísia, e verificou-se que o fluxo de ar era essencial para a indução da resistência induzida. A artemísia, como outras plantas do deserto, é altamente setorial, ou seja, O sistema vascular da planta não está bem integrado por interconexões.

Embora muitas plantas sejam capazes de responder de forma sistemática aos herbívoros, por meio de sinais químicos que se movem internamente através de interconexões vasculares, a artemísia e muitas outras espécies do deserto são incapazes de fazê-lo. Em vez disso, os voláteis são usados para superar essas limitações e proporcionar a sinalização sistêmica. Foi observado um efeito semelhante de voláteis em feijão-fava, que utiliza nectários extraflorais localizados na base de lâminas foliares para atrair artrópodes predadores e parasitoides para protegê-lo contra vários tipos de herbívoros (Figura 23.23). Por exemplo, quando besouros atacam plantas de Figura 23.23 Nectários extraflorais de feijão-fava (Phaseolus lunatus). feijão-fava, voláteis, em particular voláteis de folhas verdes, são liberados imediatamente do local de dano e sinalizam para outras partes da mesma planta para ativar suas defesas, incluindo a produção de néctar extrafloral. As respostas de defesa contra herbívoros e patógenos são reguladas por ritmos circadianos Muitos aspectos do metabolismo e do desenvolvimento vegetais são regulados por ritmos circadianos (ver Capítulo 20). Estima-se que cerca de um terço de todos os genes de plantas exibam regulação circadiana em sua expressão. A lista de genes com a transcrição regulada ciclicamente inclui não só os previsivelmente envolvidos na fotossíntese, no metabolismo de carbono e na absorção de água, mas muitos genes envolvidos na defesa das plantas. Essa observação levou à proposta de que a resistência à herbivoria por insetos poderia estar sob o controle circadiano. Essa hipótese foi confirmada recentemente por um estudo das interações entre Arabidopsis e a lagarta-da-couve (Trichoplusia ni), um lepidóptero herbívoro generalista (Figura 23.244). Tanto esse herbívoro quanto a defesa da planta mediada por jasmonato seguem os ritmos circadianos, com pico durante o dia. Isso sugere que o momento da resposta de defesa mediada por jasmonato pode ser uma adaptação que maximiza a defesa contra herbívoros. Para testar se o relógio circadiano vegetal aumenta a defesa contra insetos predadores, a herbivoria foi comparada em plantas de Arabidopsis cujas respostas de defesa mediadas por jasmonato estavam ou em fase (Figura 23.24B) ou fora de fase (Figura 23.24C) com o ritmo circadiano da atividade alimentar da lagarta-da-couve. Após deixar a lagarta forragear livremente sobre as plantas durante 72 horas, as plantas cujas respostas foram de defesa em fase com as lagartas apresentavam visivelmente menos danos aos tecidos do que

as plantas cujo ritmo circadiano estava fora de fase com o dos insetos (Figura 23.24D). Como resultado, durante o mesmo período, as lagartas que se alimentaram de plantas de Arabidopsis que mudaram de fase ganharam três vezes mais peso que as plantas-controle sincronizadas (Figura 23.24E).

(A) Em fase Figura 23.24 Exemplo de ritmos circadianos influenciando a defesa vegetal contra a herbivoria. (A) Trichoplusia ni (lagarta-da-couve) forrageando em planta de Arabidopsis. (B) Normalmente, os relógios circadianos das lagartas e das plantas são sincronizados e tanto a atividade de forrageio (curva vermelha) quanto as defesas vegetais mediadas por jasmonato (curva verde) apresentam o pico durante o dia. Isso otimiza as defesas vegetais e reduz a taxa de crescimento da lagarta. O ácido salicílico, que medeia as respostas de defesa contra organismos patogênicos, mostrou acúmulo progressivo em fase oposta em relação ao jasmonato, com picos que ocorrem no meio da noite. Esse acúmulo diurno de salicilatos pode contribuir para o aumento da resistência de Arabidopsis contra bactérias patogênicas quando a infecção ocorre no início da manhã, em oposição ao anoitecer. Os insetos desenvolveram mecanismos para anular as defesas vegetais A despeito dos mecanismos químicos que as plantas desenvolveram para se protegerem, os insetos herbívoros adquiriram evolutivamente estratégias para evitar ou superar essas defesas vegetais pelo processo de evolução recíproca, um tipo de coevolução. Essas adaptações, assim como as respostas de defesa vegetal, podem ser constitutivas ou induzidas. As adaptações constitutivas são mais amplamente distribuídas entre os insetos especialistas, os quais podem se alimentar somente de algumas espécies vegetais. As adaptações induzidas, por sua vez, são encontradas com mais probabilidade entre insetos generalistas quanto às suas dietas. Embora nem sempre sejam óbvias, na maioria dos ambientes naturais, as interações planta-inseto levam a uma situação de equilíbrio, onde cada um pode se desenvolver e sobreviver sob condições subótimas. Fora de fase 715 Capítulo 23 e Interações Bióticas Defesas vegetais Forrageio da lagarta (B) (o) 24 Tempo (h) 36 48 (E) -da-couve [e] —- No WwW Bu [on] Massa (mg) da lagartaFora de fase Em fase (C) Se o ritmo circadiano de Arabidopsis é deslocado em 12 horas, a resposta de defesa da planta (curva verde) está no mínimo quando a atividade da lagarta está no máximo (curva vermelha), e a lagarta cresce mais rapidamente. (D) As plantas de Arabidopsis fora de fase (à direita) sofrem mais dano do que as plantas em fase (à esquerda). (E) Comparação das massas de lagarta-da-couve crescendo sobre plantas em fase ou fora de fase. (B-E de Goodspeed et al., 2012.) Defesas vegetais contra patógenos

Embora os vegetais não apresentem um sistema imunológico comparável aos animais, eles são surpreendentemente resistentes a doenças provocadas por fungos, bactérias, vírus e nematódeos que estão sempre presentes no ambiente. Nesta seção, são examinados os diversos mecanismos que os vegetais desenvolveram para resistir localmente à infecção, incluindo a imunidade desencadeada por padrões moleculares associados a microrganismos (MAMPs, microbe-associated molecular patterns), a imunidade desencadeada por efetores, a produção de agentes antimicrobianos e um tipo de morte celular programada chamado resposta de hipersensibilidade. São também discutidos dois tipos de imunidade vegetal sistêmica, referidos como resistência sistêmica adquirida (SAR, systemic acquired resistance) e resistência sistêmica induzida (ISR, induced systemic resistence). Os agentes patogênicos microbianos desenvolveram várias estratégias para invadir as plantas hospedeiras Ao longo de suas vidas, as plantas são continuamente expostas a uma diversificada série de patógenos. Os patógenos bem-sucedidos desenvolveram vários mecanismos para invadir sua planta hospedeira e causar

716 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Fungos penetrando as células diretamente Bactérias penetrando a planta por um local de lesão Fungos penetrando a planta pelos estômatos Bactérias penetrando a planta pelos estômatos Figura 23.25 Fitopatógenos como bactérias e fungos desenvolveram vários métodos para invadir as plantas. Alguns fungos apresentam mecanismos que lhes permitem penetrar diretamente a cutícula ou a parede celular do vegetal. Outros fungos, assim como bactérias patogênicas, entram por aberturas naturais como estômato ou por lesões causadas por herbívoros. doença (Figura 23.25). Alguns penetram diretamente pela cutícula e pela parede celular, pela secreção de enzimas líticas, as quais digerem essas barreiras mecânicas. Outros entram na planta através de aberturas naturais, como estômatos, hidatódios e lenticelas. Um terceiro grupo invade a planta através de locais com lesões, por exemplo, aquelas causadas por insetos herbívoros. Assim como outros tipos de patógenos, muitos vírus transferidos por insetos herbívoros, que atuam como vetores, também invadem a planta pelo local de forrageio do inseto. Os insetos sugadores de seiva, como as moscas-brancas e os afídeos, depositam os patógenos diretamente no sistema vascular, a partir do qual eles facilmente se propagam pela planta. Uma vez no interior da planta, os patógenos em geral empregam uma das três principais estratégias de ataque para utilizar a planta hospedeira como substrato para sua própria proliferação. Os patógenos necrotróficos atacam seu hospedeiro pela secreção de enzimas ou toxinas degradadoras da parede celular, o que finalmente mata as células vegetais afetadas, levando à extensa maceração dos tecidos (amolecimento dos tecidos após a morte por autólise). Esse tecido morto é, então, colonizado pelo patógeno e é utilizado como fonte de alimento. Outra estratégia é usada por patógenos biotróficos; após a infecção, a maior parte do tecido vegetal permanece viva e apenas danos celulares mínimos podem ser observados, à medida que os patógenos se alimentam dos substratos fornecidos por seu hospedeiro. Os patógenos hemibiotróficos são caracterizados por uma fase inicial biotrófica, em que as células hospedeiras são mantidas vivas conforme descrito para os patógenos biotróficos. Essa fase é seguida por uma fase necrotrófica, na qual o patógeno pode causar dano tecidual amplo. Embora essas estratégias de invasão e infecção sejam individualmente bem-sucedidas, epidemias

de doenças vegetais são raras em ecossistemas naturais. Isso se deve ao fato de plantas terem desenvolvido estratégias eficazes contra esse conjunto diverso de patógenos. Patógenos produzem moléculas efetoras que auxiliam na colonização de suas células hospedeiras vegetais Os fitopatógenos podem produzir uma ampla série de efetores que sustentam sua capacidade de colonizar com sucesso seu hospedeiro e obter benefícios nutricionais. Os efetores são moléculas que alteram a estrutura, o metabolismo ou a regulação hormonal da planta conferindo vantagem ao patógeno. Eles podem ser divididos em três classes principais: enzimas, toxinas e reguladores de crescimento. A invasão de um hospedeiro suscetível é, com frequência, a etapa mais difícil para um patógeno, por isso muitos agentes patogênicos produzem enzimas que podem degradar a cutícula e a parede celular vegetal. Entre as enzimas estão cutinases, celulases, xilanases, pectinases e poligalacturonases. Essas enzimas têm a capacidade de comprometer a integridade da cutícula, bem como as paredes celulares primárias e secundárias. Muitos patógenos também produzem uma ampla série de toxinas que atuam sobre proteínas-alvo específicas da planta (Figura 23.26). Por exemplo, a toxina HC do fungo Cochliobolus carbonum, que causa a doença da mancha foliar, inibe as histonas desacetilase específicas no milho. Em geral, a diminuição da desacetilação de histonas, que são essenciais na organização da cromatina, tende a aumentar a expressão de genes associados (ver Figura 2.13). No entanto, não se sabe ainda se essa é a maneira pela qual a toxina HC causa a doença no milho. A fusicoccina (ver Figura 23.26) é uma toxina não específica produzida pelo fungo Fusicoccum amygdali. Ela ativa constitutivamente a H'-ATPase da membrana plasmática da planta pela ligação inicial a uma proteína específica de reguladores do grupo 14-3-3. Esse complexo, em seguida, liga-se à região C-terminal da H'-ATPase e a ativa irreversivelmente, levando à superacidificação da parede celular e à hiperpolarização da membrana plasmática. Esses efeitos da fusicoccina são de particular importância para as células-guarda (estômato) (ver Capítulo 10). A hiperpolarização da membrana plasmática induzida por fusicoccina em células-guarda provoca grande absorção de K* e a abertura estomática permanente, o que leva à murcha e, por fim, à morte da planta. Ainda não está claro se e como o patógeno se beneficia da murcha excessiva de seu hospedeiro. Alguns patógenos produzem moléculas efetoras que interferem significativamente no

equilíbrio hormonal da planta hospedeira. O fungo Gibberella fujikuroi, que faz as partes aéreas do arroz infectado crescerem muito mais rapidamente em relação às plantas não infectadas, produz ácido giberélico (GA,) e outras giberelinas. As giberelinas são, portanto, responsáveis pela “doença da planta boba” do arroz.
Acre

SE / A aos am “Sr o” UNO Toxina HC Fusicoccina Figura 23.26 Moléculas efetoras produzidas por patógenos auxiliam a invasão das células. Alguns patógenos produzem moléculas efetoras específicas que alteram significativamente a fisiologia da planta. A toxina HC, um peptídeo cíclico, atua na enzima histona desacetilase no núcleo e compromete a expressão de genes envolvidos na defesa. A fusicoccina liga-se às H*-ATPases da membrana plasmática, principalmente àquelas nos estômatos, e as ativa irreversivelmente. As giberelinas produzidas pelo fungo Gibberella fujikuroi aceleram o crescimento, resultando em plantas maiores quando comparadas às não infestadas. As giberelinas produzidas pelo fungo são idênticas àquelas produzidas de forma endógena pela planta. ditava-se que os esporos fúngicos liberados das plantas infectadas mais altas eram mais propensos a se propagarem para as plantas vizinhas por causa de sua vantagem de altura. Posteriormente, foi demonstrado que as giberelinas são hormônios vegetais naturais (ver Capítulo 15). Os efetores de algumas bactérias patogênicas, como Xanthomonas, são proteínas que têm como alvo o núcleo da célula vegetal e causam mudanças marcantes na expressão gênica. Esses efetores do tipo ativadores da transcrição (TAL, transcription activator-like) ligam-se ao DNA da planta hospedeira e ativam a expressão de genes benéficos para o crescimento e a disseminação do patógeno. A infecção por patógeno pode originar “sinais de perigo” moleculares que são percebidos por receptores de reconhecimento de padrões (PRRs) de superfície celular Para distinguir entre “o que é dela” e “o que não pertence a ela” durante a infecção por patógenos, a planta possui PRRs que percebem MAMPs (padrões moleculares associados a microrganismos), que são conservados entre uma classe específica de microrganismos (como quitina para fungos, flagelos para bactéria), mas inexistem no hospedeiro. As RLKs (descritas anteriormente em conexão com interações planta717 Capítulo 23 e Interações Bióticas - microrganismos benéficas) e as proteínas tipo receptor (RLPs, receptor-like proteins) são PRRs-chave para os sinais moleculares derivados de microrganismos e plantas associados à infecção pelo patógeno (Figura 23.27). Em geral, as RLKs contêm um domínio extracelular, como um domínio com LRRs ou um LysM, um domínio transmembrana e um domínio intracelular de quinase. As RLPs contêm um domínio extracelular e um domínio transmembrana,

mas não possuem um domínio intracelular de quinase. Os PRRs ocorrem em complexos de proteínas que são mantidos em estado de repouso, antes da ligação ao ligante. Acredita-se que as RLPs, que não possuem os domínios de quinase citoplasmáticos típicos, interagem com as RLKs para permitir que os sinais sejam transduzidos para o citoplasma. Após a ligação aos seus ligantes moleculares, muitos eventos celulares são ativados (ver a seguir), culminando na ativação da transcrição de um grande número de genes de resposta de defesa. Como mencionado anteriormente, os sinais moleculares de alarme também podem surgir a partir da própria planta, quer a partir de danos causados por microrganismos ou como resultado de danos causados pela mastigação de insetos. Tais sinais derivados de plantas são coletivamente chamados de DAMPs (ver Figura 23.27). A sistemina, como discutido anteriormente, é um exemplo de DAMP derivado de planta encontrado no tomateiro, a qual é produzida em resposta à lesão associada à herbivoria. Entre os MAMPs mais bem estudados estão o Pep13, um peptídeo de 13 aminoácidos da transglutaminase localizada na parede celular do oomiceto Phytophthora, o agente causador da requeima da batata na Irlanda; o flg22, um peptídeo de 22 aminoácidos derivado da proteína flagelina bacteriana; e o elf18, um fragmento de 18 aminoácidos do fator de alongamento Tu bacteriano. Como essas moléculas são comuns em muitas espécies entre os grupos de microrganismos, seu reconhecimento permite à planta perceber classes inteiras de organismos potencialmente patogênicos, como bactérias gram-positivas versus gram-negativas. A percepção de MAMPs ou DAMPs por PRRs da superfície celular inicia uma resposta de defesa basal e localizada denominada imunidade desencadeada por MAMP, que inibe o crescimento e a atividade de patógenos ou pregas não adaptados. Como exemplo, o controle sobre a abertura estomática, um local comum para a invasão pelo patógeno, atua como a primeira linha de defesa contra essa invasão. Quando uma folha de Arabidopsis é exposta a bactérias na superfície foliar ou ao MAMP flg22, a abertura estomática diminui, retardando, assim, a invasão pelo patógeno. Como discutido no Capítulo 10, a abertura estomática é facilitada pelos canais de entrada de K' das células-guarda que fazem a absorção de K*. O MAMP flg22 parece induzir o fechamento parcial do estômato mediante inibição da absorção de Kº pelas células-guarda. A resposta eliciada por flg22 é dependente da presença de

receptor do tipo quinase com LRR, FLS2, bem como de uma proteína G heterotrimérica.

Microrganismos prototípicos Fitopatógenos especializados Patógenos: obtenção de novos efetores e funções de virulência Hospedeiros: obtenção de novos PRRs e proteínas R Bactérias Fungos Oomicetos Efetores (extracelulares) A — Er ry Enzimas de E degradação da parede celular MAMPs DAMPs 0) A 'o(o Teo oa Õ EO AA = PRRs como OR! detectores de a j º | O Es superfície Parede celular Membrana plasmática RLKs, RLPs RLKs, RLPs Perigo Perigo Citoplasma E Resposta de defesa Imunidade desencadeada por MAMP Figura 23.27 As plantas desenvolveram respostas de defesa a uma diversidade de sinais de perigo de origem biótica. Esses sinais incluem padrões moleculares associados a microrganismos (MAMPs), padrões moleculares associados a dano (DAMPs) e efetores. MAMPs extracelulares produzidos por microrganismos e DAMPs liberados por enzimas microbianas se ligam a receptores de reconhecimento de padrões (PRRs) na superfície celular. À medida que as plantas coevoluíram com os patógenos, estes adquiriram efetores como fatores de virulência, e as plantas desenvolveram novos PRRs para perceber efetores extracelulares e novas proteínas de resistência R para perceber efetores intracelulares. Quando MAMPs, DAMPs e efetores se ligam aos PRRs e às proteínas R, dois tipos de respostas de defesa são induzidos: imunidade desencadeada por MAMP e imunidade desencadeada por efetores. RLK, receptor do tipo quinase; RLP, proteína do tipo receptor; NBS-LRR, sítio de ligação ao nucleotídeo-repetições ricas em leucina. (De Boller e Felix, 2009.) RLKs, RLPs Efetores | (intracelulares) Perigo ADO AÃO .s [|) Dos EO AU y Proteínas R (p. ex., NBS-LRRs) y Perigo Detecção de efetores, ou DAMPs causados por eles, por proteínas R Imunidade desencadeada por efetores Genes R fornecem resistência a patógenos particulares pelo reconhecimento de efetores linhagem-específicos Os organismos patogênicos microbianos bem adaptados são capazes de subverter a imunidade desencadeada por MAMP mediante introdução de uma grande diversidade de efetores diretamente no citoplasma da célula hospedeira. Por exemplo, as bactérias gram-negativas patogênicas com um sistema de secreção do Tipo III desenvolveram uma estrutura em forma de seringa chamada injectissoma que atravessa as membranas interna e externa da bactéria e contém uma projeção extracelular semelhante a uma agulha. Os fungos e oomicetos desenvolveram outros

métodos para transportar efetores diretamente para dentro das células vegetais. Uma vez dentro das células, esses efetores não podem mais ser detectados por PRRs da membrana, e, sem um sistema de segurança, a planta ficaria desprotegida contra o ataque.

Essa inovação microbiana colocou as plantas sob enorme pressão evolutiva. Por exemplo, a toxina bacteriana coronatina, produzida por várias cepas patogênicas de Pseudomonas syringae, reverte os efeitos inibidores do flg22 na absorção de K' e na abertura estomática. As plantas, por sua vez, desenvolveram uma segunda linha de defesa com base em uma classe de genes de resistência (R) especializados, que reconhecem esses efetores intracelulares e desencadeiam respostas de defesa para torná-los inofensivos. Como consequência, as plantas possuem um segundo tipo de imunidade, denominada imunidade desencadeada por efetores, mediada por um grupo de receptores intracelulares altamente específicos .* Há vários tipos de produtos de genes R com base no arranjo de seus domínios funcionais. Destes, o grupo mais abundante é o de receptores com domínios de sítio de ligação ao nucleotídeo-repetição rica em leucina (NBS-LRR, nucleotide binding site-leucine rich repeat). Um subgrupo de receptores NBS-LRR transita entre o citoplasma e o núcleo, onde os receptores regulam a expressão gênica, enquanto os outros estão presos à membrana plasmática, onde podem rapidamente encontrar um efetor e desencadear as rotas de transdução de sinal. Alguns NBS-LRRs se tornam ativados por ligação direta a um efetor do patógeno, mas a maioria dos NBS-LRRs reconhece e liga-se a proteínas de plantas que são os alvos dos efetores de patógenos. De acordo com a hipótese-guarda, os produtos dos genes R “guardam” proteínas celulares, chamadas de guardee (Figura 23.28). A interação entre as proteínas guardee e os efetores do patógeno é necessária para o sucesso da infecção pelo patógeno. O receptor NBS-LRR permanece inativo enquanto estiver ligado à proteína guardee. Entretanto, quando o efetor interage com a proteína guardee, alterando sua conformação ou modificando-a quimicamente, o receptor NBS-LRR é ativado, desencadeando a cascata de sinalização que leva à resposta de defesa. A exposição aos eliciadores induz uma cascata de transdução de sinais Poucos minutos após os eliciadores (efetores ou MAMPs) terem sido reconhecidos por um produto dos genes R ou por um PRR, rotas complexas de sinalização são ativadas e finalmente levam às respostas de defesa (ver Figura 23.27). Um elemento inicial comum dessas cascatas é uma mudança transitória na permeabilidade iônica da membrana plasmática. A ativação do produto do gene R estimula a entrada dos íons Ca”? e H* na célula

e a saída de K' e CI. * No passado, os genes de efetores microbianos foram erroneamente denominados genes de avirulência (avr), com base na observação de que eles tornavam o patógeno avirulento devido à sua função “não intencional” de ativar a imunidade desencadeada por efetor, enquanto esses genes codificavam efetores de virulência. Capítulo 23 e Interações Bióticas 719 Receptor Receptor NBS-LRR inativo NBS-LRR ativado Efetor — Domínio LRR inEES N) niciação > do sinal —Domínio NBS —Domínio N-terminal —Guardee J Figura 23.28 Hipótese de “guarda” para a sinalização do gene R durante a defesa vegetal contra patógenos. Receptores solúveis do sítio de ligação ao nucleotídeo-repetição rica em leucina (NBS-LRR) ligam-se a proteínas celulares e as usam como guardees. O receptor NBS-LRR é inativo desde que esteja ligado a seu guardee. Quando os efetores introduzidos no citoplasma por patógenos se ligam ao guardee, este se dissocia do receptor, desencadeando a resposta de defesa. A entrada de Ca”? na célula ativa a explosão oxidativa que pode atuar diretamente na defesa (conforme descrito anteriormente), bem como induzir outras reações de defesa. Ainda, outros componentes das rotas de transdução de sinal estimulados por patógenos incluem óxido nítrico, MAP-quinases, proteínas quinase dependentes de cálcio e os ácidos jasmônico e salicílico. Os efetores liberados por insetos sugadores também ativam os receptores NBS-LRR Evidências em várias espécies, como arroz, melão e tomateiro, sugerem que os genes de resistência reconhecem os efetores liberados por insetos sugadores e ativam as defesas apropriadas. Por exemplo, o gene R Mi-1 no tomateiro confere resistência a afídeos e moscas-brancas, o gene R Bph14 em arroz confere resistência ao gafanhoto-castanho, e o gene R Vatno melão está relacionado à resistência contra o afídeo do algodoeiro. Todos esses genes R codificam receptores NBS-LRR. Até o momento, várias proteínas da saliva de afídeos foram identificadas e compartilham características funcionais com os efetores dos fitopatógenos, incluindo Mp10 e Mp42 no afídeo Myzus persicae. A superexpressão dessas duas proteínas juntas no tabaco (Nicotiana benthamiana) reduziu a fecundidade de afídeos que se alimentam das plantas transgênicas. Curiosamente, a superexpressão de Mp10 ativou tanto a rota de sinalização por ácido jasmônico quanto a de ácido salicílico no tabaco e conferiu resistência parcial ao oomiceto patogênico Phytophthora capsici. Portanto, Mp10 e Mp42 parecem ser efetores que desencadeiam

respostas de defesa tanto contra afídeos quanto contra patógenos, embora as proteínas sejam produzidas somente por afídeos.

720 Unidade III * Crescimento e Desenvolvimento A resposta de hipersensibilidade é uma defesa comum contra patógenos Um fenótipo fisiológico comum associado à imunidade desencadeada por efetores é a resposta de hipersensibilidade, na qual as células adjacentes ao local de infecção morrem rapidamente, privando o patógeno de nutrientes e impedindo sua propagação. Se a resposta de hipersensibilidade tiver sucesso, uma pequena região do tecido morto permanece no local do ataque do patógeno, mas o restante da planta não é afetado. Esse tipo de resposta é, muitas vezes, precedido pela produção de espécies reativas de oxigênio e óxido nítrico (NO). As células vizinhas do local de infecção sintetizam uma diversidade de compostos tóxicos formados pela redução do oxigênio molecular, incluindo o ânion superóxido (0,º"), o peróxido de hidrogênio (H,0,) e o radical hidroxila (OHe). Acredita-se que uma oxidase NADPH-dependente localizada na membrana plasmática (Figura 23.29) produza O,º", o qual é convertido em OHe e H,0,. O radical hidroxila é o oxidante mais forte dessas espécies reativas de oxigênio e pode iniciar reações de radicais em cadeia, com várias moléculas orgânicas, levando à peroxidação lipídica, à inativação de enzimas e à degradação de ácidos nucleicos. As espécies reativas de oxigênio podem contribuir para a morte celular como parte da resposta de hipersensibilidade ou atuar diretamente na morte do patógeno. Um rápido pico na produção de NO acompanha a explosão oxidativa nas folhas infectadas. O NO, que atua Exterior da célula Patógeno ae Eliciador Espécies reativas de oxigênio 037, H505 Parede celular como mensageiro secundário em muitas rotas de sinalização em animais e plantas (ver Capítulo 15), é sintetizado a partir do aminoácido arginina pela enzima óxido nítrico sintase (NO - sintase). Um aumento na concentração de cálcio citosólico parece ser necessário para a ativação da NO-sintase durante a resposta de hipersensibilidade. O aumento tanto de NO quanto de espécies reativas de oxigênio é essencial para a ativação da resposta de hipersensibilidade: o aumento de somente um desses sinais tem pouco efeito na indução da morte celular. Muitas espécies reagem à invasão por fungos ou bactérias sintetizando lignina ou calose. Acredita-se que esses polímeros sirvam como barreiras, separando tais patógenos do resto da planta, bloqueando fisicamente sua propagação. Uma resposta relacionada é a modificação das

proteínas da parede celular. Algumas proteínas da parede, ricas em prolina, formam ligações cruzadas após o ataque do patógeno, em uma reação de oxidação mediada por HO, (ver Figura 23.29). Esse processo fortalece as paredes celulares das células próximas ao local da infecção, aumentando sua resistência à digestão microbiana. Outra resposta de defesa à infecção é a formação de enzimas hidrolíticas que atacam a parede celular do patógeno. Várias glucanases, quitinases e outras hidrolases são induzidas pela invasão fúngica. A quitina, um polímero de resíduos de N-acetilglicosamina, é o principal componente da parede celular dos fungos. Essas enzimas hidrolíticas pertencem ao grupo de peptídeos antimicrobianos, que com frequência são induzidos durante a infecção por patógenos. Membrana Receptor plasmática Ca A j CaM-Ca** | Calmodulina (CaM) AtSR1 Óxido nítri Ho02 xido nítrico Arginina sintase Óxido NE Biossíntese de ácido salicílico —» Resistência Or Resposta de hipersensibilidade o Biossíntese de fitoalexinas 9 Citoplasma Biossíntese de lignina Biossíntese de enzimas hidrolíticas Figura 23.29 Muitos tipos de defesas contra patógenos são induzidos pela infecção. Os fragmentos de moléculas dos patógenos, denominados eliciadores, iniciam uma complexa rota de sinalização, que leva à ativação das respostas de defesa. Um aumento brusco na atividade oxidativa e na produção de óxido nítrico estimula a resposta de hipersensibilidade e outros mecanismos de defesa. Observa-se que Ca?* é necessário para a ativação de algumas defesas, enquanto também é um regulador negativo da biossíntese do ácido salicílico (ver texto para detalhes).

Fitoalexinas com atividade antimicrobiana se acumulam após o ataque do patógeno As fitoalexinas constituem um grupo de metabólitos secundários quimicamente diversos, com forte atividade antimicrobiana e que se acumulam em torno do local de infecção. A produção de fitoalexinas parece ser um mecanismo comum de resistência a microrganismos patogênicos em uma ampla gama de plantas. Entretanto, diferentes famílias botânicas empregam distintos produtos secundários como fitoalexinas. Por exemplo, os isoflavonoides são fitoalexinas comuns em leguminosas, como a alfafa e a soja, enquanto em solanáceas, como batata, tabaco e tomateiro, vários sesquiterpenos são produzidos como fitoalexinas (Figura 23.30). (Para uma discussão sobre a biossíntese desses compostos, ver Apêndice 4 na internet). As fitoalexinas em geral são indetectáveis na planta antes da infecção, mas são sintetizadas rapidamente após o ataque microbiano. O ponto de controle é geralmente a expressão de genes que codificam enzimas de biossíntese de fitoalexinas. As plantas não parecem armazenar um pouco da maquinaria enzimática necessária para a síntese desses compostos. Em vez disso, logo após a invasão microbiana, ocorre o início da transcrição e da tradução dos mRNAs adequados e a síntese de novo das enzimas. Embora em bioensaios as fitoalexinas acumulem-se em concentrações tóxicas aos patógenos, o significado desses compostos para a defesa da planta intacta não é completamente compreendido. Experimentos com plantas e patógenos modificados geneticamente têm fornecido as primeiras evidências da função das fitoalexinas in vivo. Por exemplo, as plantas de tabaco transformadas com um gene que codifica a enzima responsável pela biossíntese do resveratrol (um fenilpropanoide com atiAnel adicional formado por —.. uma unidade C, a partir da rota dos terpenos OCH; Medicarpina (da alfafa) Gliceolina (da soja) Isoflavonoides de leguminosas (família da ervilha) OH Risitina (da batata e do tomateiro) Sesquiterpenos de Solanaceae (família da batata) 721 Capítulo 23 e Interações Bióticas vidade de fitoalexina) tornaram-se mais resistentes a fungos do que as plantas não transformadas. De forma similar, a resistência de Arabidopsis a fungos depende de camalexina, uma fitoalexina derivada do triptofano, pois mutantes deficientes em camalexina foram mais suscetíveis a fungos patogênicos que o tipo selvagem. Em outros experimentos, os patógenos transformados com genes

codificadores de enzimas de degradação de fitoalexinas foram capazes de infectar plantas normalmente resistentes a eles. Um único contato com o patógeno pode aumentar a resistência aos ataques futuros Além de desencadearem respostas de defesa localmente, agentes patogênicos microbianos também induzem a produção de sinais, como ácido salicílico, metilsalicilato e outros compostos que levam à expressão sistêmica dos genes relacionados à patogênese (PR, pathogenesis-related) antimicrobianos. Os genes PR compreendem uma pequena família multigênica que codifica para proteínas de baixo peso molecular (6-43 kD) compostas por um grupo diverso de enzimas hidrolíticas, enzimas de modificação de parede celular, agentes antifúngicos e componentes de rotas de sinalização. As proteínas PR estão localizadas nos vacúolos ou no apoplasto e são abundantes nas folhas, onde mais presumivelmente conferem proteção contra infecções secundárias. Esse fenômeno pelo qual o desafio local do patógeno aumenta a resistência à infecção secundária é denominado resistência sistêmica adquirida (SAR) e em geral se desenvolve após o período de vários dias. A SAR parece resultar no aumento dos níveis de certos compostos de defesa já mencionados, incluindo quitinases e outras enzimas hidrolíticas. Embora o mecanismo de indução da SAR ainda seja desconhecido, um dos sinais endógenos é o ácido salicílico. O nível desse derivado do ácido benzoico aumenta drasticamente na região de infecção após o ataque inicial, e acredita-se que estabeleça a SAR em outras partes da planta. No entanto, experimentos de enxertia em tabaco mostraram que porta-enxertos infectados e deficientes em ácido salicílico poderiam desencadear SAR em enxertos do tipo selvagem. Esses resultados indicam que o ácido salicílico não é nem o desencadeador inicial no local da infecção, nem o sinal móvel que induz a SAR em toda a planta. Embora o ácido salicílico livre não desencadeie a resposta da SAR, há evidências de que o metilsalicilato possa ser o sinal móvel para a SAR. Experimentos em tabaco nos quais a metilação do ácido salicílico foi bloqueada na folha infectada ou a desmetilação do metilsalicilato foi inibiCapsidiol (da pimenta e do tabaco) Figura 23.30 Estrutura de algumas fitoalexinas encontradas em duas famílias diferentes de plantas.

722 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento da na folha sistêmica evitaram de modo eficaz a resposta da SAR. Embora seja volátil, o metilsalicilato parece ser transportado pelo sistema vascular em tabaco. As medidas da taxa de transmissão da SAR desde o sítio de ataque ao restante da planta indica que o movimento é bastante rápido (3 cm/h) para ocorrer por difusão simples e apoia a hipótese de que o sinal móvel deve ser transportado pelo sistema vascular. A maioria das evidências aponta para o floema como principal rota de translocação do sinal da SAR. Em Arabidopsis, as mutações no gene DIR1 (Defectivo na Resistência Induzida 1; Defective in induced Resistance 1) bloqueiam a resposta de SAR. O gene DIR1 é expresso especificamente no floema e codifica a síntese de uma proteína de transferência de lipídeo, sugerindo que o sinal de longa distância pode envolver esse tipo de molécula. Nos últimos anos, vários outros compostos de sinalização, que estão potencialmente envolvidos na mediação do sinal da SAR, foram identificados em plantas. Por exemplo, o ácido azelaico, um ácido dicarboxílico de nove carbonos, cuja rota biossintética é pouco compreendida, mostrou ter uma função essencial na translocação do sinal da SAR. Foi demonstrado que o diterpeno desidroabietinal se transloca rapidamente a partir do sítio da infecção Infecção primária: Morte celular programada, resposta de hipersensibilidade redução | Oxidação por toda a planta e ativa a SAR. Da mesma forma, o glicerol-3-fosfato, que é sintetizado no plastídio, também tem sido implicado na sinalização da SAR de longa distância. Embora não esteja claro se e como esses diversos sinais interagem, parece que todos são necessários para induzir a intensidade efetiva da SAR após infecções de patogénos. Figura 23.31 Sinalização de SAR durante a resposta a agentes patogênicos. A infecção bacteriana pode induzir a imunidade desencadeada por efetor (ETI, effector-triggered immunity) e, localmente, a resposta de hipersensibilidade, bem como o aumento nos níveis de ácido salicílico (AS). O acúmulo de AS leva à oscilação do estado redox da célula, o que libera monômeros de NPR1 a partir dos oligômeros do citosol. Os monômeros NPR1 são, então, rapidamente translocados para o núcleo. Uma concentração alta de AS no núcleo promove a associação de NPR1 com NPR3, o que leva à degradação da NPR1 pela rota ubiquitina-proteassomo. A ausência de NPR1 permite a

ocorrência de ETl e MCP. A concentração de AS nas células vizinhas é mais baixa. A degradação da NPR1 pela ligação com NPR3 não ocorre, e NPR1 acumula-se. NPR1 interage com os fatores de transcrição (TFs, transcription factors) e ativa a expressão de genes envolvidos na defesa contra infecções secundárias. Ub, ubiguitina; Cul3, Cullin 3, uma proteína que atua como suporte para as E3 ligases. Sítio distal: Expressão de proteínas PR, resistência à infecção secundária Não infectado: Sem AS Sítio da infecção primária: AS alto Sítio distal: AS moderado

Os principais componentes da rota de sinalização do ácido salicílico na SAR foram identificados Visando identificar os componentes da rota de sinalização do ácido salicílico durante a SAR, triagens genéticas foram realizadas para procurar mutantes insensíveis ao ácido salicílico incapazes de sintetizar proteínas PR em resposta a esse hormônio. Múltiplas triagens identificaram um único locus gênico, o NPR1 (nonexpressor of PR genes 1). Posteriormente, dois parálogos (genes relacionados derivados de duplicação gênica) do NPR1 foram descobertos, NPR3 e NPR4. Embora a proteína NPR1 não se ligue ao ácido salicílico, NPR3 e NPR4 o fazem, sugerindo que elas podem atuar como receptores desse ácido. Estruturalmente, as três proteínas assemelham-se às proteínas adaptadoras para a rota da ubiquitina ES ligase Cullin 3, sugerindo que, à semelhança da auxina, da giberelina e dos receptores de AJ, elas estão envolvidas na degradação da proteína-alvo por meio da via da ubiquitina-proteassomo. A Figura 23.31 ilustra um modelo para a regulação do ácido salicílico tanto na resposta de hipersensibilidade quanto na imunidade desencadeada por efetor no sítio da infecção primária e SAR em tecidos distais. De acordo com o modelo, a função de NPRI é ativar genes de resposta ao ácido salicílico envolvidos na defesa, talvez ao promover a degradação de proteínas repressoras. NPRI1 existe em uma forma oligomérica e uma forma monomérica. As condições oxidantes promovem a formação de oligômeros no citoplasma, enquanto as condições redutoras favorecem a formação de monômeros, que rapidamente entram no núcleo. Antes da infecção, há pouco ou nenhum ácido salicílico na célula. Sob essas condições, NPR1 associa-se a NPR4 e é rapidamente degradada pela rota do proteassomo 268. Isso impede que as respostas de defesa sejam ativadas desnecessariamente. Após a infecção, a concentração intracelular de ácido salicílico aumenta pronunciadamente. O ácido salicílico liga-se à NPR3, o que facilita a reciclagem de NPRI1 via ubiquitinação. A rápida destruição de NPR1 impede que as células no local da infecção ativem genes de defesa, resultando na morte celular (resposta de hipersensibilidade). Por outro lado, a concentração de ácido salicílico é muito mais baixa em tecidos distais, demasiado baixa para se ligar à NPR3, mas suficientemente elevada para se ligar à NPR4 e impedi-la de interagir com NPRI. Sob essas condições, a NPR1 acumula-se e ativa a reprogramação

transcricional expressiva envolvida na resposta de SAR. Proteínas associadas ao sistema de endomembranas também são reguladas para cima, permitindo que as proteínas PR recém-sintetizadas sejam secretadas para o apoplasto. Ao mesmo tempo, as alterações epigenéticas na estrutura da cromatina contribuem para a síndrome geral de SAR. 723 Capítulo 23 e Interações Bióticas As interações de plantas com bactérias não patogênicas podem desencadear resistência sistêmica por um processo denominado resistência sistêmica induzida (ISR) Ao contrário da SAR, que ocorre como consequência da infecção por um patógeno, a resistência sistêmica induzida (ISR) é ativada por microrganismos não patogênicos (Figura 23.32). A ISR mediada por rizobactéria é uma resposta de resistência de amplo espectro, ativada por cepas selecionadas de bactérias saprofíticas da rizosfera. As rizobactérias benéficas desencadeiam ISR preparando a planta para uma potencial ativação de várias respostas de defesas celulares, que são subsequentemente induzidas mediante o ataque do patógeno. As respostas potencializadas são a explosão oxidativa, o reforço da parede celular, o acúmulo de enzimas relacionadas à defesa e o acúmulo de metabólitos secundários. A primeira evidência de que a potencialização das respostas de defesa vegetais está envolvida na ISR veio de exo = ; : CooH H H Ácido jasmônico (AJ) Etileno (E) Preparação aumentada A geração de um sinal 3 — móvel no floema resulta em altos níveis de ácido jasmônico e etileno Interação com microrganismos não patogênicos Figura 23.32 A exposição a microrganismos não patogênicos pode aumentar a resistência ao ataque futuro de patógenos mediante desenvolvimento de resistência sistêmica induzida (ISR). Os microrganismos não patogênicos, como as rizobactérias, ativam as rotas de sinalização, envolvendo ácido jasmônico e etileno, que desencadeiam a ISR por toda a planta. Mais do que ativar medidas de defesa intermediária, a ISR é caracterizada pelo nível aumentado de preparação contra o ataque do patógeno.

perimentos com cravo (Dianthus caryophyllus). Indivíduos de cravo desenvolveram um aumento da capacidade de defesa contra o fungo de raiz Fusarium oxysporum após a colonização das raízes com a bactéria não patogênica Pseudomonas fluorescens. Antes da inoculação do desafio, não foi detectado aumento dos níveis de fitoalexina nas plantas induzidas e não induzidas. No entanto, após a inoculação subsequente com E. oxysporum, os níveis de fitoalexinas nas plantas com expressão ISR (ou seja, aquelas que tiveram exposição prévia a P. fluorescens) aumentaram significativamente mais rápido do que nas plantas não induzidas. Evidência da potenciação induzida pela rizobactéria no reforço da parede celular do hospedeiro foi igualmente descrita. No feijoeiro (Phaseolus vulgaris), uma cepa não patogênica de Bacillus pumilus induziu ISR contra F. oxysporum. Por si só, a colonização das raízes pela rizobactéria não induziu alterações morfológicas nos seus tecidos. No entanto, após o desafio com F. oxysporum, nos locais de tentativa de penetração do fungo, as paredes celulares da raiz de plantas expressando ISR foram rapidamente reforçadas por grandes quantidades de calose e compostos fenólicos, impedindo, assim, a entrada do fungo. Os rizóbios fixadores de nitrogênio também podem influenciar as interações planta-herbívoro por seus efeitos sobre os voláteis de plantas. Estudos utilizando feijão-fava (P. lunatus) mostraram que a presença de nódulos na raiz, induzidos por Rhizobium, alterou a composição das substâncias voláteis produzidas pela planta em resposta à joaninha-mexicana-do-feijão (Epilachna varivestis). Plantas colonizadas por rizóbios fixadores de nitrogênio liberaram maiores quantidades de compostos indólicos em resposta ao ácido jasmônico do que fizeram na ausência do rizóbio. Essa mudança de voláteis afetou o comportamento de besouros, que preferiam as plantas não colonizadas em relação às colonizadas. Defesas vegetais contra outros organismos Enquanto os insetos herbívoros e os microrganismos patogênicos representam a maior ameaça para plantas, outros organismos, incluindo nematódeos e plantas parasitas, também podem causar danos significativos. Todavia, relativamente pouco se sabe sobre os fatores que regulam as interações de nematódeos e plantas parasitas com seus respectivos hospedeiros. Há, no entanto, evidência emergente de que os metabólitos secundários desempenham um papel

importante nesse processo. Alguns nematódeos parasitas de plantas formam associações específicas através da formação de estruturas de forrageio distintas Nematódeos, vermes cilíndricos e alongados, são habitantes de água e solo que muitas vezes superam numericamente todos os outros animais em seus respectivos ambientes. Muitos nematódeos existem como parasitas dependentes de outros organismos vivos, incluindo plantas, para completar seu ciclo de vida. Eles podem causar perdas severas de culturas agrícolas e de plantas ornamentais. Os nematódeos fitoparasitas podem infectar todas as partes do vegetal, das raízes às folhas, e podem inclusive viver na casca de árvores. Esses organismos alimentam-se por um estilete oco que facilmente penetra as paredes das células vegetais. No solo, os nematódeos podem se mover de planta a planta, causando danos imensos. Sem dúvida, os mais bem estudados entre os nematódeos fitoparasitas são os nematódeos encistados e os que causam a formação de nodosidade nas raízes infectadas, os chamados nematódeos de nodosidade. Ambos são endoparasitas que dependem de plantas vivas como hospedeiros para completar seus ciclos de vida, sendo, por isso, caracterizados como biotróficos. Os ciclos de vida dos nematódeos parasitas iniciam quando os ovos dormentes reconhecem compostos específicos secretados pela raiz (Figura 23.33). Uma vez eclodidos, os nematódeos jovens nadam até a raiz, penetram essa estrutura e, então, migram para o sistema vascular, onde começam a consumir suas células. No local de forrageio permanente, em geral no córtex da raiz, a larva de nematódeo de cisto perfura uma célula com seu estilete e injeta saliva. Como resultado, as paredes celulares se decompõem e as células vizinhas são incorporadas em um sincício (ver Figura 23.334), que consiste em um grande local de forrageio, metabolicamente ativo, que se torna multinucleado à medida que as células vegetais adjacentes são incorporadas a ele por dissolução da parede e fusão celular. O sincício continua a se expandir centripetamente em direção ao sistema vascular, incorporando células do periciclo e do parênquima xilemático. As paredes externas do sincício, adjacentes aos elementos condutores, formam protuberâncias semelhantes às de células de transferência (ver Capítulo 11), indicando que o sincício agora funciona como um dreno de nutrientes. O nematódeo de cisto, depois de estabelecer-se nessa estrutura de forrageio, cresce e passa por três estágios de muda para se tornar um vermiforme adulto. Na maturidade, a

fêmea produz ovos internamente, intumesce e projeta-se da superfície da raiz. Os nematódeos machos maduros são liberados da raiz no solo e atraídos por feromônios até as fêmeas na superfície da raiz. Após a fecundação, a fêmea morre, formando um cisto que contém os ovos fecundados. As raízes infectadas por nematódeos de nodosidade formam grandes células, resultando no estabelecimento da nodosidade ou nódulo, que também permanece em estreito contato com o sistema vascular e fornece nutrientes ao animal (ver Figura 23.33B). Como mencionado anteriormente, os nematódeos fitoparasitas segregam um grande número de moléculas efetoras que afetam a morfologia e a fisiologia da planta. Entre essas moléculas efetoras estão algumas que são especificamente reconhecidas pelas plantas e ativam respostas de defesa, pelo reconhecimento de produtos de genes R, como descrito para as interações planta-patógeno. Por exemplo,

(A) Nematódeos encistados Cilindro Raiz vascular Cisto Ovos Infectantes jovens (B) Nematódeos de nodosidade Massa de ovos Raiz Nodosidades da raiz Ps Nodosidade da raiz Infectantes jovens 725 Capítulo 23 e Interações Bióticas Figura 23.33 Os nematódeos podem causar danos significativos às plantas. A maioria dos nematódeos patogênicos ataca as raízes vegetais. De vida livre, os nematódeos jovens são atraídos pelas secreções das raízes. Após a penetração, o nematódeo começa a se alimentar em células dos tecidos vasculares. (A) Nematódeos encistados causam a formação de uma estrutura de forrageio (sincício) no sistema vascular, mas não causam outras modificações morfológicas. Após a fecundação, a fêmea do nematódeo de cisto morre, formando, assim, um cisto contendo os ovos fecundados, dos quais a nova geração de infectantes eclode. (B) A infecção por nematódeos causa a formação de células gigantes, que resultam na típica nodosidade da raiz. Após a maturação, a fêmea do nematódeo libera uma massa de ovos, da qual os infectantes jovens eclodem e causam infestações em outras plantas. o gene R H1 da batata liga-se especificamente a derivados de eliciadores de nematódeos das cepas que possuem um gene efetor correspondente e, assim, ativa a resposta de defesa. Vários desses genes R vegetais foram identificados e, curiosamente, todos também têm participação na resistência das plantas aos patógenos microbianos. Plantas competem com outras plantas secretando metabólitos secundários alelopáticos no solo As plantas liberam compostos (exsudatos da raiz) em seu ambiente, que alteram a química do solo, aumentando, assim, a absorção de nutrientes ou protegendo contra a toxicidade de metais. As plantas também secretam sinais químicos que são essenciais para mediar as interações entre as raízes e as bactérias não patogênicas do solo, incluindo bactérias simbiontes fixadoras de nitrogênio. No entanto, os microrganismos não são os únicos organismos influenciados por metabólitos secundários liberados pelas raízes das plantas. Alguns desses produtos químicos também participam na comunicação direta entre as plantas. As plantas liberam metabólitos secundários no solo para inibir as raízes de outras plantas, um fenômeno conhecido como alelopatia. O interesse em alelopatia tem aumentado nos últimos anos por causa do problema das espécies invasoras que se impõem às espécies nativas, ocupando os hábitats naturais. Um exemplo devastador é a centáurea-manchada

(Centaurea maculosa), uma erva invasora exótica introduzida na América do Norte, que libera metabólitos secundários fitotóxicos no solo. Essa espécie, membro da família Asteraceae, é nativa da Europa, onde não é dominante ou problemática. No entanto, no noroeste dos Estados Unidos, ela tornou-se uma das piores ervas invasoras, infestando mais de

726 Unidade Ill * Crescimento e Desenvolvimento oH OH OH OH HO HO ON a “OH OH OH OH (-)-Catequina (+)-Catequina Figura 23.34 Compostos alelopáticos fitotóxicos produzidos por Centaurea maculosa. 1,8 milhão de ha somente em Montana. Os indivíduos de C. maculosa frequentemente colonizam áreas alteradas na América do Norte, mas também invadem pastagens naturais e pradarias, onde desalojam espécies nativas e estabelecem monoculturas densas (ver Ensaio 23.7 na internet). Os metabólitos secundários fitotóxicos liberados no solo por €. maculosa foram identificados como uma mistura racêmica de (+)-catequina (a partir daqui denominada catequina; Figura 23.34). O mecanismo pelo qual a catequina atua como uma fitotoxina foi elucidado. Em espécies sensíveis como Arabidopsis, a catequina desencadeia uma onda de espécies reativas de oxigênio (EROS) iniciada no meristema da raiz, que leva a uma cascata de sinalização por Ca”, desencadeando alterações na expressão gênica em nível de genoma. Em Arabidopsis, a catequina duplicou a expressão (A) de cerca de 1.000 genes em 1 hora de tratamento. Em 12 horas, muitos desses mesmos genes foram reprimidos, o que pode refletir-se no começo da morte celular. Os experimentos de laboratório que investigam os efeitos da catequina na germinação e no crescimento de plantas mostraram que as espécies nativas de pastagem norte-americanas variam consideravelmente em sua sensibilidade a esse metabólito. As espécies resistentes podem produzir exsudatos de raízes que desintoxicam esse aleloquímico. Algumas plantas são patógenos biotróficos de outras plantas Enquanto a maioria das plantas é autotrófica, algumas evoluíram para parasitas, dependendo de outras plantas para fornecimento de nutrientes essenciais ao seu próprio crescimento e desenvolvimento. As plantas parasitas podem ser divididas em dois grupos principais, dependendo do grau de parasitismo. As plantas hemiparasitas retêm a capacidade de executar algum nível de fotossíntese, enquanto as holoparasitas são completamente dependentes de seus hospedeiros e perderam a capacidade de realizar fotossíntese. Por exemplo, o visco (gênero Viscum), que possui folhas verdes e é capaz de realizar a fotossíntese, é um hemiparasita (Figura 23.35A e B). Ao contrário, a cuscuta (gênero Cuscuta), que perdeu a capacidade de fotossíntese e depende inteiramente do hospedeiro para açúcares, é um holoparasita (Figura 23.35C e D). Figura 23.35 Plantas parasitas.

(A) Visco (Viscum sp.) em prosópis (gênero Prosopis). (B) Claramente visível é o caule verde do visco que cresce através da casca da planta hospedeira. (C) Cuscuta (Cuscuta sp.) crescendo em um fragmento de verbena-de-areia (Abronia umbellata) em dunas na costa do Pacífico, na Califórnia. (D) Detalhe mostrando a alta densidade de infestação de cuscuta em sua planta hospedeira. (Fotografia O). Engelberth.)

(B)

(D)

As plantas parasitas desenvolveram uma estrutura especializada, o haustório, que é uma raiz modificada (Figura 23.36). Depois de estabelecer contato com sua planta hospedeira, o haustório penetra na epiderme ou casca e depois no parênquima, para crescer em direção ao sistema vascular e absorver os nutrientes do hospedeiro. Para chegar à planta hospedeira, as sementes de plantas parasitas são diretamente depositadas por aves ou são dispersadas mais aleatoriamente pelo vento ou por outros meios. Após a germinação, as plântulas devem contar, durante um período, com suas sementes como fonte de alimento, até que possam encontrar um hospedeiro adequado. Uma pesquisa recente mostrou que quantidades baixas de voláteis de plantas espécie-específicos podem servir como pistas para que plântulas de cuscuta orientam seu crescimento em direção ao hospedeiro. Por outro lado, no caso de parasitas de raiz, como Striga, os compostos secretados pela raiz hospedeira orientam o crescimento das raízes das plântulas em direção ao hospedeiro. Em contato com a raiz hospedeira, a raiz da plântula de Striga desenvolve-se em um haustório. A seguir, este penetra na raiz do hospedeiro e cresce diretamente no xilema pelas pontoações dos vasos, onde absorve os nutrientes necessários mediante estruturas protoplasmáticas tubulares sem parede celular. Os mecanismos dessas interações entre plantas parasitas e seus hospedeiros têm sido estudados principalmente em nível morfológico; pouco se sabe sobre os mecanismos de sinalização envolvidos. É claro que os metabólitos secretados ou emitidos como voláteis pela Capítulo 23 * Interações Bióticas | 727 Planta parasita Sistema vascular da planta hospedeira Haustório Figura 23.36 Micrografia de um haustório de cuscuta penetrando os tecidos da planta hospedeira. planta hospedeira fornecem indicações importantes para o parasita. Contudo, outros fatores, como a luz, também podem desempenhar um papel importante nesse processo. Da mesma forma, pouco se sabe sobre os mecanismos de defesa da planta hospedeira. É provável que as rotas de sinalização de defesa comuns, incluindo o ácido jasmônico, o ácido salicílico e o etileno, possam desempenhar um papel importante na defesa contra plantas parasitas, mas é necessário mais investigação. RESUMO As plantas desenvolveram muitas estratégias para enfrentar as ameaças de pragas e patógenos. As estratégias incluem mecanismos de detecção sofisticados e a produção de metabólitos secundários tóxicos e

repelentes. Enquanto algumas dessas respostas são constitutivas, outras são induzidas. No geral, essas estratégias levaram a um impasse na corrida coevolutiva entre as plantas e suas pragas. Interações benéficas entre plantas e microrganismos e Bactérias simbióticas fixadoras de nitrogênio liberam fatores Nod, os quais iniciam uma série de reações que levam à infecção e à formação de nódulos (Figuras 23.2, 23.3). e Fatores Myc são liberados por bactérias micorrízicas, levando à formação de micorrizas. e Rizobactérias podem liberar metabólitos que auxiliam o crescimento vegetal, aumentando a disponibilidade de nutrientes e a proteção contra patógenos (Figura 23.4). Interações nocivas entre plantas, patógenos e herbívoros e As barreiras mecânicas que fornecem uma primeira linha de defesa contra insetos predadores e patógenos incluem espinhos, acúleos, tricomas e ráfides (Figuras 23.5-23.8). e Os metabólitos secundários vegetais com funções de defesa são armazenados em estruturas especializadas que liberam seus conteúdos somente após serem danificadas (Figuras 23.1023.12). e Alguns metabólitos secundários são armazenados no vacúolo como conjugados de açúcar hidrossolúveis e espacialmente separados de suas enzimas ativadoras (Figuras 23.14-23.16). Respostas de defesa induzidas contra insetos herbívoros e Em vez de produzirem continuamente metabólitos secundários defensivos, as plantas podem poupar energia produzindo compostos de defesa somente quando induzidas por danos mecânicos ou componentes específicos da saliva do inseto (eliciadores) (Figura 23.17).

RESUMO

As plantas desenvolveram muitas estratégias para enfrentar as ameaças de pragas e patógenos. As estratégias incluem mecanismos de detecção sofisticados e a produção de metabólitos secundários tóxicos e repelentes. Enquanto algumas dessas respostas são constitutivas, outras são induzidas. No geral, essas estratégias levaram a um impasse na corrida coevolutiva entre as plantas e suas pragas.

Interações benéficas entre plantas e microrganismos

- Bactérias simbióticas fixadoras de nitrogênio liberam fatores Nod, os quais iniciam uma série de reações que levam à infecção e à formação de nódulos (**Figuras 23.2, 23.3**).
- Fatores Myc são liberados por bactérias micorrízicas, levando à formação de micorrizas.
- Rizobactérias podem liberar metabólitos que auxiliam o crescimento vegetal, aumentando a disponibilidade de nutrientes e a proteção contra patógenos (**Figura 23.4**).

Interações nocivas entre plantas, patógenos e herbívoros

- As barreiras mecânicas que fornecem uma primeira linha de defesa contra insetos predadores e patógenos incluem espinhos, acúleos, tricomas e ráfides (**Figuras 23.5-23.8**).
- Os metabólitos secundários vegetais com funções de defesa são armazenados em estruturas especializadas que liberam seus conteúdos somente após serem danificadas (**Figuras 23.10-23.12**).
- Alguns metabólitos secundários são armazenados no vacúolo como conjugados de açúcar hidrossolúveis e espacialmente separados de suas enzimas ativadoras (**Figuras 23.14-23.16**).

Respostas de defesa induzidas contra insetos herbívoros

- Em vez de produzirem continuamente metabólitos secundários defensivos, as plantas podem poupar energia produzindo compostos de defesa somente quando induzidas por danos mecânicos ou componentes específicos da saliva do inseto (eliciadores) (**Figura 23.17**).

728 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento * O ácido jasmônico (AJ) aumenta rapidamente em resposta a danos causados por insetos e induz a transcrição de genes envolvidos na defesa vegetal (Figuras 23.18, 23.19). e Os danos provocados por herbívoros podem induzir defesas sistêmicas ao causarem a síntese de sinais polipeptídicos. Por exemplo, a sistemina é liberada no apoplasto e se liga a receptores em tecidos intactos, ativando a síntese de AJ (Figura 23.20). e Na adição aos sinais polipeptídicos, as plantas também podem disparar sinais elétricos para iniciar as respostas de defesa em tecidos que ainda não foram danificados (Figura 23.21). e As plantas podem liberar compostos voláteis para atrair inimigos naturais dos herbívoros ou para sinalizar às plantas vizinhas que iniciam mecanismos de defesa (Figura 23.22). Defesas vegetais contra patógenos e Os patógenos podem invadir as plantas pelas paredes celulares, mediante secreção de enzimas líticas, pelas aberturas naturais, como estômatos e lenticelas, e pelas lesões. Os insetos herbívoros também podem ser vetores de patógenos (Figura 23.25). Os patógenos geralmente usam uma de três principais estratégias de ataque: necrotrofismo, biotrofismo ou hemibiotrofismo. Os patógenos muitas vezes produzem moléculas efetoras (enzimas, toxinas ou reguladores de crescimento) que auxiliam na infecção inicial (Figura 23.26). Todas as plantas têm receptores de reconhecimento de padrões (PRRs) que iniciam respostas de defesa quando ativados por padrões moleculares associados a microrganismos, evolutivamente conservados (MAMEPs; p. ex., flagelos e quitina) (Figura 23.27). Os genes de resistência de plantas (R) codificam receptores citosólicos que reconhecem produtos de genes efetores derivados de patógenos no citosol. A ligação de um produto do gene efetor a seu receptor inicia as rotas de sinalização contra patógenos (Figura 23.28). e Outra defesa antipatógenos é a resposta de hipersensibilidade, na qual as células que cercam o sítio infectado morrem rapidamente, limitando, desse modo, a propagação da infecção. A resposta de hipersensibilidade muitas vezes é precedida pela rápida produção de EROs e NO, que podem matar diretamente o patógeno ou auxiliar na morte celular (Figura 23.29). Em resposta à infecção, muitas plantas produzem fitoalexinas, metabólitos secundários com forte atividade antimicrobiana (Figura 23.30). Uma planta que sobrevive à infecção local do patógeno frequentemente desenvolve

aumento da resistência ao ataque subsequente, um fenômeno chamado de resistência sistêmica adquirida (SAR) (Figura 23.31). Interações com bactérias não patogênicas podem desencadear a resistência sistêmica induzida (ISR) (Figura 23.32). Defesas vegetais contra outros organismos e Nematódeos (vermes) são parasitas que podem se mover entre hospedeiros e que induzem a formação de estruturas de fottageiro e nodosidades de tecidos de plantas vasculares. Em resposta, as plantas usam rotas de sinalização de defesa semelhantes às utilizadas para a infecção por patógenos (Figura 23.33). e Algumas plantas produzem metabólitos secundários alelopáticos que lhes permitem competir com espécies vegetais próximas. e Algumas plantas são parasitas de outras plantas. Plantas parasitas podem ser divididas em dois grupos principais (hemiparasitas e holoparasitas), dependendo de sua capacidade de realizar fotossíntese (Figura 23.35). e As plantas parasitas usam uma estrutura especializada, o haustório, para penetrar seu hospedeiro, crescer em direção ao sistema vascular e absorver nutrientes (Figura 23.36). e Algumas plantas parasitas detectam seu hospedeiro pelo perfil volátil específico que é constitutivamente liberado. MATERIAL DA INTERNET Tópico 23.1 Cutina, ceras e suberina As superfícies vegetais são cobertas com camadas de material lipídico, que as protegem contra dessecação e bloqueiam a entrada de microrganismos patogênicos. Ensaio 23.1 Desvendando a função dos metabólitos secundários Plantas de fumo selvagem utilizam alcaloides e terpenos para se defenderem contra os herbívoros. Ensaio 23.2 Eventos iniciais de sinalização nas respostas das plantas ao dano Uma rede complexa de sinalização, que inclui espécies reativas de oxigênio e fluxo rápido de íons, é rapidamente ativada em plantas danificadas. Ensaio 23.3 As rotas de sinalização de jasmonatos e outros derivados de ácidos graxos nas respostas de defesa dos vegetais A importância das rotas de sinalização de derivados de ácidos graxos como reguladores de diversas estratégias de defesas vegetais tem sido cada vez mais reconhecida. A complexidade de rotas individuais e suas mútuas interações são discutidas no contexto das estratégias de defesa direta e indireta. Ensaio 23.4 Receptor de sistemina O receptor de sistemina do tomateiro é um receptor quinase com LRR. Ensaio 23.5 O volatiloma vegetal A liberação de compostos orgânicos voláteis pelas plantas fornece um exemplo da diversidade de metabólitos secundários e suas implicações ecológicas. Ensaio 23.6 Pressentindo

o perigo e preparando-se: os sinais voláteis como agentes antecipadores da resposta

- O ácido jasmônico (AJ) aumenta rapidamente em resposta a danos causados por insetos e induz a transcrição de genes envolvidos na defesa vegetal (**Figuras 23.18, 23.19**).
- Os danos provocados por herbívoros podem induzir defesas sistêmicas ao causarem a síntese de sinais polipeptídicos. Por exemplo, a sistemina é liberada no apoplasto e se liga a receptores em tecidos intactos, ativando a síntese de AJ (**Figura 23.20**).
- Na adição aos sinais polipeptídicos, as plantas também podem disparar sinais elétricos para iniciar as respostas de defesa em tecidos que ainda não foram danificados (**Figura 23.21**).
- As plantas podem liberar compostos voláteis para atrair inimigos naturais dos herbívoros ou para sinalizar às plantas vizinhas que iniciam mecanismos de defesa (**Figura 23.22**).

Defesas vegetais contra patógenos

- Os patógenos podem invadir as plantas pelas paredes celulares, mediante secreção de enzimas líticas, pelas aberturas naturais, como estômatos e lenticelas, e pelas lesões. Os insetos herbívoros também podem ser vetores de patógenos (**Figura 23.25**).
- Os patógenos geralmente usam uma de três principais estratégias de ataque: necrotrofismo, biotrofismo ou hemibiotrofismo.
- Os patógenos muitas vezes produzem moléculas efetoras (enzimas, toxinas ou reguladores de crescimento) que auxiliam na infecção inicial (**Figura 23.26**).
- Todas as plantas têm receptores de reconhecimento de padrões (PRRs) que iniciam respostas de defesa quando ativados por padrões moleculares associados a microrganismos, evolutivamente conservados (MAMPs; p. ex., flagelos e quitina) (**Figura 23.27**).
- Os genes de resistência de plantas (*R*) codificam receptores citosólicos que reconhecem produtos de genes efetores derivados de patógenos no citosol. A ligação de um produto do gene efetor a seu receptor inicia as rotas de sinalização contra patógenos (**Figura 23.28**).
- Outra defesa antipatógenos é a resposta de hipersensibilidade, na qual as células que cercam o sítio infectado morrem rapidamente, limitando, desse modo, a propagação da infecção. A resposta de hipersensibilidade muitas vezes é precedida pela rápida produção de EROs e NO, que podem matar diretamente o patógeno ou auxiliar na morte celular (**Figura 23.29**).
- Em resposta à infecção, muitas plantas produzem fitoalexinas, metabólitos secundários com forte atividade antimicrobiana (**Figura 23.30**).
- Uma planta que sobrevive à infecção local do patógeno frequentemente desenvolve aumento da resistência ao ataque subsequente, um fenômeno chamado de resistência sistêmica adquirida (SAR) (**Figura 23.31**).
- Interações com bactérias não patogênicas podem desencadear a resistência sistêmica induzida (ISR) (**Figura 23.32**).

Defesas vegetais contra outros organismos

- Nematódeos (vermes) são parasitas que podem se mover entre hospedeiros e que induzem a formação de estruturas de fottageiro e nodosidades de tecidos de plantas vasculares. Em resposta, as plantas usam rotas de sinalização de defesa semelhantes às utilizadas para a infecção por patógenos (**Figura 23.33**).
- Algumas plantas produzem metabólitos secundários alelopáticos que lhes permitem competir com espécies vegetais próximas.
- Algumas plantas são parasitas de outras plantas. Plantas parasitas podem ser divididas em dois grupos principais (hemiparasitas e holoparasitas), dependendo de sua capacidade de realizar fotossíntese (**Figura 23.35**).
- As plantas parasitas usam uma estrutura especializada, o haustório, para penetrar seu hospedeiro, crescer em direção ao sistema vascular e absorver nutrientes (**Figura 23.36**).
- Algumas plantas parasitas detectam seu hospedeiro pelo perfil volátil específico que é constitutivamente liberado.

MATERIAL DA INTERNET

- Tópico 23.1 **Cutina, ceras e suberina** As superfícies vegetais são cobertas com camadas de material lipídico, que as protegem contra dessecação e bloqueiam a entrada de microrganismos patogênicos.

- Ensaio 23.1 **Desvendando a função dos metabólitos secundários** Plantas de fumo selvagem utilizam alcaloides e terpenos para se defenderem contra os herbívoros.
- Ensaio 23.2 **Eventos iniciais de sinalização nas respostas das plantas ao dano** Uma rede complexa de sinalização, que inclui espécies reativas de oxigênio e fluxo rápido de íons, é rapidamente ativada em plantas danificadas.
- Ensaio 23.3 **As rotas de sinalização de jasmonatos e outros derivados de ácidos graxos nas respostas de defesa dos vegetais** A importância das rotas de sinalização de derivados de ácidos graxos como reguladores de diversas estratégias de defesas vegetais tem sido cada vez mais reconhecida. A complexidade de rotas individuais e suas mútuas interações são discutidas no contexto das estratégias de defesa direta e indireta.
- Ensaio 23.4 **Receptor de sistemina** O receptor de sistemina do tomateiro é um receptor quinase com LRR.
- Ensaio 23.5 **O volatiloma vegetal** A liberação de compostos orgânicos voláteis pelas plantas fornece um exemplo da diversidade de metabólitos secundários e suas implicações ecológicas.
- Ensaio 23.6 **Pressentindo o perigo e preparando-se: os sinais voláteis como agentes antecipadores da resposta**

de defesa Pela liberação de voláteis, as plantas danificadas por herbívoros não somente atraem os inimigos naturais do inseto herbívoro atacante, como também sinalizam essa ocorrência às plantas vizinhas para preparar suas defesas contra a herbivoria iminente. 729 Capítulo 23 e Interações Bióticas e Ensaio 23.7 Metabólitos secundários e alelopatia em invasões de plantas: um estudo de caso de Centaurea maculosa A espécie invasora Centaurea maculosa, que rapidamente ocupa as pastagens do oeste dos Estados Unidos, secreta o polifenol catequina na rizosfera. Esse composto inibe o crescimento e a germinação das plantas próximas. Leituras sugeridas Belkhadir, Y, Yang, L. Hetzel, J, Dangl, J. L., and Chory, J. (In press 2014) The growth-defense pivot: Crisis management in plants mediated by LRR-RK surface receptors. Trends Biochem Sci. DOI: 10.1016/j.tibs.2014.06.006. Elzinga, D. A. and Jander, G. (2013) The role of protein effectors in plant-aphid interactions. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 451456. DOI: 10.1016/ j.pbi.2013.06.018. Gleadow, R. M., and Meller, B. L. (2014) Cyanogenic glycosides: Synthesis, physiology, and phenotypic plasticity. Anmu. Rev. Plant Biol. 65: 155-185. DOI: 10.1146/ annurevarplant-050213-040027. Holeski, L. M., Jander, G., and Agrawal, A. A. (2012) Transgenerational defense induction and epigenetic inheritance in plants. Trends Ecol. Evol. 27: 618-626. DOI: 10.1016/;.tree.2012.07.011. Jung, S. €., Martinez-Medina, A. Lopez-Raez, J. A, and Pozo, M.J. (2012) Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. J. Chem. Ecol. 38: 651-664. DOI: 10.1007/ s10886-012-0134-6. Kachroo, A., and Robin, G. P. (2013) Systemic signaling during plant defense. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 527-533. DOI: 10.1016/;.pbi.2013.06.019. Kandoth, P. K., and Mitchum, M. G. (2013) War of the worms: How plants fight underground attacks. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 457-463. DOI: 10.1016/;.pbi.2013.07.001. Kazan, K., and Lyons, R. (2014) Intervention of phytohormone pathways by pathogen effectors. Plant Cell 26: 2285-2309. Romeis, T., and Herde, M. (2014) From local to global: CDPKs in systemic defense signaling upon microbial and herbivore attack. Curr. Opin. Plant Biol. 20: 1-10. DOI: 10.1016/;. pbi.2014.03.002. Selosse, M. A., Bessis, A. and Pozo, M.]J. (In press 2014) Microbial priming of plant and animal immunity: Symbionts as developmental signals. Trends Microbiol. DOL 10.1016/j.tim.2014.07.008. Yan, S., and Dong, X.

(2014) Perception of the plant immune signal salicylic acid. Curr Opin Plant Biol. 20: 64-68. DOL 10.1016/;.pbi.2014.04.006

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Estresse Abiótico s plantas crescem e se reproduzem em ambientes adversos, que contêm uma multiplicidade de fatores abióticos (não vivos) quimicos e físicos, que variam conforme o tempo e a localização geográfica. Os parâmetros ambientais abióticos primários que afetam o crescimento vegetal são luz (intensidade, qualidade e duração), água (disponibilidade no solo e umidade), dióxido de carbono, oxigênio, conteúdo e disponibilidade de nutrientes no solo, temperatura e toxinas (i.e., metais pesados e salinidade). As flutuações desses fatores ambientais fora de seus limites normais em geral têm consequências bioquímicas e fisiológicas negativas para as plantas. Por serem sésseis, as plantas são incapazes de evitar o estresse abiótico simplesmente pelo deslocamento para um ambiente mais favorável. Como alternativa, elas desenvolveram a capacidade de compensar as condições estressantes, mediante alteração dos processos fisiológicos e de desenvolvimento para manter o crescimento e a reprodução. Neste capítulo, é apresentada uma visão integrada de como as plantas se adaptam e respondem aos estresses abióticos no ambiente. Como todos Os organismos vivos, as plantas são sistemas biológicos complexos abrangendo milhares de genes, proteínas, moléculas reguladoras, agentes de sinalização e compostos químicos diferentes, que estabelecem centenas de rotas e redes interligadas. Sob condições normais de crescimento, as diferentes rotas bioquímicas e redes de sinalização devem atuar de uma maneira coordenada, para equilibrar os aportes (inputs) ambientais com o imperativo genético da planta de crescer e se reproduzir. Quando ela é exposta a condições ambientais desfavoráveis, esse sistema interativo complexo ajusta-se homeostaticamente para minimizar os impactos negativos do estresse e manter o equilíbrio metabólico (Figura 24.1). No início, é estabelecida a distinção entre adaptação e aclimatação em relação ao estresse abiótico. A seguir, são descritos os diversos fatores abióticos no ambiente que podem afetar negativamente o crescimento e o desenvolvimento vegetal. No restante do capítulo, são estudados os mecanismos sensores de estresse na planta e os processos que transformam sinais sensoriais em respostas fisiológicas. Por último, são descritas as mudanças metabólicas, fisiológicas e anatômicas específicas que resultam dessas rotas de sinalização e capacitam as plantas a se adaptarem ou se aclimatarem ao estresse abiótico.

Transporte: água, íons e nutrientes Reprodução Figura 24.1 Interações entre condições ambientais e os seguintes processos vegetais: desenvolvimento, crescimento, produção de energia, equilíbrio de íons e nutrientes e armazenagem. O equilíbrio entre esses processos é controlado pelo genoma vegetal (caixa verde claro, embaixo), o qual codifica sensores e rotas de transdução de sinal que fazem o monitoramento e o ajuste dos parâmetros ambientais. Com base nos diferentes sinais de estresses ambientais, o genoma vegetal pode, portanto, direcionar o fluxo de energia entre os diferentes processos (setas marrons) para estabelecer um novo estado homeostático correspondente às condições específicas de estresse. Armazenamento Programa de C “Congo 000; resposta Monitoração ambiental e Condições ambientais Definição de estresse vegetal As condições ideais de crescimento para determinada planta podem ser definidas como as que permitem que ela alcance o crescimento máximo e o potencial reprodutivo, medidos pela massa, pela altura e pelo número de sementes, que, em conjunto, constituem a biomassa total da planta. Estresse pode ser definido como qualquer condição ambiental que impeça a planta de alcançar seu potencial genético pleno. Por exemplo, um decréscimo na intensidade luminosa causaria uma redução na atividade fotossintética, com uma diminuição concomitante no suprimento de energia para a planta. Sob essas condições, a planta poderia compensar de duas maneiras: diminuindo a velocidade da biossíntese, reduzindo, assim, sua taxa de crescimento, ou recorrendo às suas reservas alimentares armazenadas na forma de amido (ver Figura 24.1). Do mesmo modo, um decréscimo na disponibilidade de água também teria um efeito deletério no crescimento. Uma maneira de compensar o decréscimo no potencial hídrico é pelo fechamento dos estômatos, que reduz a perda de água por transpiração. No entanto, o fechamento estomático também diminui a absorção de CO, pela folha, reduzindo, assim, a fotossíntese e reprimindo o crescimento. A Figura 24.2 apresenta um exemplo dos efeitos de dois tratamentos diferentes de seca (moderada e severa) no crescimento de indivíduos de arroz. O arroz é capaz de tolerar seca moderada sem qualquer efeito mensurável no crescimento, mas a seca severa inibe fortemente o crescimento vegetativo. O ajuste fisiológico ao estresse abiótico envolve conflitos

(trade-offs) entre os desenvolvimentos vegetativo e reprodutivo
Como as mudanças nas condições ambientais afetam a produção de sementes? Sob condições ideais de crescimento, a competição por recursos entre os diferentes órgãos vegetais ou fases de desenvolvimento é mínima. A transição para o crescimento reprodutivo ocorre somente após a fase adulta vegetativa completar seu programa de desenvolvimento determinado geneticamente (ver Capítulo 20). Sob condições de estresse, no entanto, é possível que o programa de crescimento vegetativo termine de maneira prematura, e a planta pode imediatamente começar a fase reprodutiva. Nesse caso, a planta passa por uma transição ao florescimento, à fecundação e à produção de sementes antes de alcançar seu tamanho pleno, resultando em um indivíduo menor (ver Figura 24.2). Com menos folhas para fornecer os fotossintatos, as plantas que crescem em condições subótimas podem também produzir sementes menores e em menor quantidade. A rota de desenvolvimento específica utilizada para maximizar o potencial reprodutivo sob estresse abiótico depende em grande parte do ciclo de vida da planta. Por exemplo, as plantas anuais completam seu ciclo de vida em

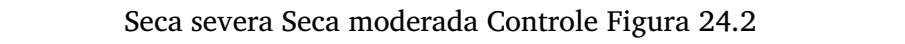


Figura 24.2 Comparação entre indivíduos de arroz submetidos à seca e indivíduo-controle (não submetido à seca). Enquanto um nível moderado de seca não tem um efeito significativo no crescimento das plantas, a seca severa reduz o crescimento. (Cortesia de Eduardo Blumwald.) um único período do ano. Portanto, para elas, é vantajoso ajustar seus programas de metabolismo e desenvolvimento a fim de produzir o número máximo de sementes viáveis sob quaisquer que sejam as condições ambientais encontradas no período. Por outro lado, as plantas perenes, que têm múltiplos períodos para produzir sementes, tendem a ajustar seus programas de metabolismo e desenvolvimento para garantir a armazenagem ideal de recursos alimentares que as capacita a sobreviver ao próximo período, mesmo às expensas da produção de sementes. Aclimatação e adaptação As plantas individuais respondem diretamente a mudanças no ambiente, alterando sua fisiologia ou morfologia para melhorar a sobrevivência e a reprodução. Tais respostas não requerem novas modificações genéticas. Se a resposta da planta melhora com a exposição repetida ao estresse ambiental, então ela é chamada de aclimatação. A aclimatação representa uma mudança não permanente na fisiologia ou morfologia do indivíduo, podendo ser revertida se as condições ambientais prevalentes se alterarem. Os mecanismos epigenéticos que alteram a expressão de genes, sem mudar o código genético de um organismo, Capítulo 24 e Estresse Abiótico 733 podem estender a duração das respostas de aclimatação e torná-las herdáveis. Quando as mudanças genéticas em uma população vegetal inteira foram fixadas ao longo de muitas gerações por pressão ambiental seletiva, elas são referidas como adaptação. A adaptação ao estresse envolve modificação genética durante muitas gerações Um exemplo notável de adaptação a um ambiente abiótico extremo é o crescimento de plantas em solos serpentinos. Os solos serpentinos são caracterizados por umidade baixa, concentrações baixas de macronutrientes e níveis elevados de metais pesados. Essas condições resultariam em estresse ambiental severo para a maioria das plantas. Contudo, não é incomum encontrar populações de plantas geneticamente adaptadas a solos serpentinos crescendo não distante de plantas estritamente aparentadas e não adaptadas crescendo em solos “normais”. Experimentos simples de transplante

têm demonstrado que somente as populações adaptadas conseguem crescer e se reproduzir em solo serpentino, e cruzamentos genéticos revelam a base genética estável dessa adaptação. A evolução de mecanismos adaptativos vegetais a um conjunto especial de condições ambientais em geral envolve processos que permitem a evitação dos efeitos potencialmente danosos dessas condições. Por exemplo, populações do capim-lanudo (Holcus lanatus, Poaceae) que estão adaptadas a crescer em locais de mineração contaminados com arsênico, no sudoeste da Inglaterra, contêm uma modificação genética específica que reduz a absorção de arseniato; isso permite que as plantas evitem a toxicidade do arsênico e se desenvolvam em locais contaminados. As populações que crescem em solos não contaminados, ao contrário, têm menos probabilidade de conter essa modificação genética. A aclimatação permite que as plantas respondam às flutuações ambientais Além das modificações genéticas em populações inteiras, as plantas individualmente podem aclimatar-se às mudanças periódicas no ambiente, por alteração direta de sua morfologia ou fisiologia. As mudanças fisiológicas associadas à aclimatação requerem modificações não genéticas, muitas das quais são reversíveis. Um exemplo de aclimatação oriundo da jardinagem é um processo conhecido como rustificação (hardening off). Para acelerar o crescimento de plantas, os jardinistas muitas vezes começam cultivando-as dentro de locais protegidos, em vasos sob condições de crescimento ideais. Após, as plantas são colocadas no lado de fora durante parte do dia, por um período suficiente para aclimatá-las (ou “fortalecê-las”) ao clima ao ar livre, antes de deixá-las permanentemente no ambiente externo. A adaptação genética e a aclimatação contribuem para a tolerância geral de extremos das plantas em seu ambiente abiótico. No exemplo anterior, a adaptação genética na

população de capim-lanudo tolerante ao arsênico apenas reduz a absorção de arseniato — ela não a interrompe. Para mitigar os efeitos tóxicos de arseniato acumulado, as plantas adaptadas adotam o mesmo mecanismo bioquímico que as plantas não adaptadas usam para responder aos efeitos tóxicos da acumulação de arseniato nos tecidos. Esse mecanismo envolve a biossíntese de moléculas de baixo peso molecular, com capacidade de ligação a metais, denominadas fitoquelatinas (discutidas mais adiante neste capítulo), que reduzem a toxicidade do arsênico. Portanto, a capacidade do capim-lanudo de desenvolver-se em resíduos contaminados com arsênico depende de uma adaptação genética específica para a população tolerante (exclusão do arseniato; ver "Mecanismos de exclusão e de tolerância interna permitem que as plantas suportem íons tóxicos", adiante neste capítulo) e da aclimatação, que é comum a todas as plantas que respondem ao arsênio mediante produção de fitoquelatinas. Outro exemplo de aclimatação é a resposta de plantas sensíveis à salinidade, denominadas plantas glicofíticas. Embora não sejam geneticamente adaptadas a crescer em ambientes salinos, quando expostas à salinidade elevada, as plantas glicofíticas podem ativar várias respostas ao estresse, que lhes permitem enfrentar perturbações fisiológicas impostas pela salinidade elevada em seu ambiente. Por exemplo, a rota SOS (uma rota de sinalização em mutantes salt overly sensitive) leva ao aumento do efluxo de Na* a partir das células e a uma redução na toxicidade induzida pela salinidade. Fatores ambientais e seus impactos biológicos nas plantas Nesta seção, é feita uma breve descrição das maneiras pelas quais diferentes estresses ambientais podem transtornar o metabolismo vegetal. Como em cada sistema biológico, a sobrevivência e o crescimento vegetais dependem de redes complexas de rotas anabólicas e catabólicas associadas que direcionam o fluxo de energia e recursos dentro das células e entre elas. A ruptura dessas redes por fatores ambientais pode provocar o desacoplamento dessas rotas. Por exemplo, as enzimas metabólicas muitas vezes têm ótimos de temperatura diferentes. Aumentos ou diminuições na temperatura podem inibir um subconjunto de enzimas, sem afetar outras enzimas na mesma rota ou em rotas conectadas. É possível que tal desacoplamento funcional de rotas metabólicas resulte na

acumulação de compostos intermediários que podem ser convertidos em subprodutos tóxicos. Entre os grupos de intermediários tóxicos produzidos por estresse, o mais comum é o das espécies reativas de oxigênio (EROs), que são formas de oxigênio altamente reativas que possuem ao menos 1 elétron não pareado em suas orbitais. Elas são capazes de reagir rapidamente com uma ampla diversidade de constituintes celulares e oxidá-los; estes incluem proteínas, DNA, RNA e lipídeos. As for(o) (0) 0 = 0. «0 = 0. H-0O. Oxigênio Ânion superóxido Peróxido Radical hidroxila 0, o oz HOº e Eus ser E A e O, >» O5 2 Hº > H,0> >» HO HF > HO Figura 24.3 Química de espécies reativas de oxigênio (EROSs). O oxigênio molecular não tem quaisquer elétrons não pareados em suas orbitais. Porém, diferentes formas de EROs possuem, pelo menos, 1 elétron não pareado disponível e podem aceitar elétrons (e") de diversas moléculas celulares, causando sua oxidação. mas mais comuns de EROs em células vegetais são superóxido (0,º), oxigênio singleto ('0,), peróxido de hidrogênio (H,0») e radicais hidroxila (OHº) (Figura 24.3). As EROs podem também desencadear um processo autocatalítico de oxidação de membranas, resultando na degradação de organelas e da membrana plasmática, bem como na morte celular. A despeito de suas diferenças mecanistas, a maioria dos estresses resulta na produção de EROs (Figura 24.4). O estresse ambiental pode também transtornar a compartimentalização de processos metabólicos, isolando-os de outros componentes celulares. Os mesmos extremos de temperatura que podem inibir a atividade enzimática também afetam a fluidez de membranas: a temperatura alta provoca aumento da fluidez, e a temperatura baixa provoca sua diminuição. As mudanças na fluidez de membranas podem desarticular a associação entre diferentes Seca Ozônio Salinidade Luminosidade N, alta Fa Frio ————>» Crescimento, —eee—| desenvolvimento, produtividade Congelamento Transdução de sinal de resposta ao estresse Anaeróbico para aeróbico Calor UV Figura 24.4 Papel duplo de espécies reativas de oxigênio (EROS) durante o estresse abiótico. Uma diversidade de estresses abióticos resulta na acumulação de EROs nas células. De um lado, as EROs têm um efeito negativo no crescimento, no desenvolvimento e na produtividade vegetais. Por outro lado, a acumulação das EROs tem um efeito positivo nas células, pela ativação das rotas de transdução de sinal que induzem os mecanismos de aclimatação. Esses, por sua vez, neutralizam os

efeitos negativos do estresse (incluindo a acumulação de EROS).

complexos proteicos no cloroplasto ou nas membranas mitocondriais, resultando na transferência descontrolada de elétrons para o oxigênio e na formação de EROs. O déficit hídrico diminui a pressão de turgor, aumenta a toxicidade iônica e inibe a fotossíntese Como na maioria dos outros organismos, a água representa a maior proporção do volume celular nas plantas e é o recurso mais limitante. Cerca de 97% da água captada pelas plantas são perdidos para a atmosfera (principalmente pela transpiração). Cerca de 2% são usados para aumento de volume ou expansão celular, e 1%, para processos metabólicos, predominantemente a fotossíntese (ver Capítulos 3 e 4). O déficit de água (disponibilidade hídrica insuficiente) ocorre na maioria dos hábitats naturais ou agrícolas e é causado principalmente por períodos intermitentes até contínuos sem precipitação. Seca é o termo meteorológico Capítulo 24 « Estresse Abiótico 735 para um período de precipitação insuficiente que resulta em déficit hídrico para a planta. Todavia, essa definição é algo ilusória, pois uma lavoura pode absorver água do solo em situações sem chuva, dependendo da capacidade de retenção de água pelo solo e da profundidade do lençol freático. O déficit hídrico pode afetar diferentemente as plantas durante os crescimentos vegetativo e reprodutivo. Quando as células vegetais ficam submetidas ao déficit hídrico, ocorre desidratação celular. A desidratação celular afeta adversamente muitos processos fisiológicos básicos (Tabela 24.1). Por exemplo, durante o déficit hídrico, o potencial hídrico (7) do apoplasto torna-se mais negativo que o do simplasto, provocando reduções no potencial de pressão (turgor) (Y,) e no volume. Um efeito secundário da desidratação celular é que os íons ficam mais concentrados, podendo tornar-se citotóxicos. O déficit hídrico também induz a acumulação de ácido abscísico (ABA), que promove o fechamento estomático, reduzindo as trocas gasosas e TABELA 24.1 Transtornos fisiológicos e bioquímicos em plantas causadas por flutuações no ambiente abiótico Fator ambiental Déficit hídrico Efeitos primários Redução do potencial hídrico (7) Desidratação celular Resistência hidráulica Salinidade Redução do potencial hídrico (1) Desidratação celular Citotoxicidade iônica Inundação e compactação do solo Hipoxia Anoxia Temperatura elevada Resfriamento Desestabilização de membranas Congelamento Redução do potencial hídrico (1) Desidratação celular Toxicidade por elementostraço Produção de

EROs Fotoinibição Produção de EROs Intensidade luminosa alta Desestabilização de membranas e de proteínas Distúrbio do cofator de ligação a proteínas e DNA Efeitos secundários Redução da expansão celular/foliar Redução das atividades celulares e metabólicas Fechamento estomático Inibição fotossintética Abscisão foliar Alteração na partição do carbono Citorrise Cavitação Desestabilização de membranas e de proteínas Produção de EROs Citotoxicidade iônica Morte celular O mesmo que para o déficit hídrico (ver acima) Redução da respiração Metabolismo fermentativo Produção de ATP inadequada Produção de toxinas por micróbios anaeróbicos Produção de EROs Fechamento estomático Inibição fotossintética e respiratória Produção de EROs Morte celular Disfunção de membranas O mesmo que para o déficit hídrico (ver acima) Destruição física Formação simplástica de cristais de gelo Transtorno do metabolismo Inibição do reparo do PSI Redução da fixação de CO,

736 Unidade Ill * Crescimento e Desenvolvimento E ás x fo] fab] le) = OP o + Ce 15H 420 & o) + Er 5 EN Q. Éas a Sue EN Xx0 = 10- = Vcs fon) U Es NNE x = 852 xpansão 440 €E vma foliar 3 DEU õ qcr 5h jade Sos à Q lo Fotossíntese e (6) 0oU N ve 3 s I 1 0 1 0 -0,4 -0,8 —,2 -1,6 “ Potencial hídrico foliar (MPa) ac Figura 24.5 Efeitos do estresse hídrico na fotossíntese e na expansão foliar do girassol (Helianthus annuus). Nessa espécie, a expansão foliar é completamente inibida sob níveis moderados de estresse, que afetam de maneira grave as taxas fotossintéticas. (De Boyer, 1970.) inibindo a fotossíntese (Figura 24.5). Como consequência do desacoplamento dos fotossistemas induzido pela desidratação, os elétrons livres produzidos pelos centros de reação não são transferidos para NADP”, levando à geração de EROSs. As EROs em excesso danificam o DNA, inibem a síntese de proteínas, oxidam os pigmentos fotossintéticos e causam a peroxidação de lipídeos de membrana. O estresse salino tem efeitos osmóticos e citotóxicos O excesso de salinidade no solo, produzido por uma combinação de irrigação excessiva e drenagem insuficiente, afeta grandes áreas da massa terrestre do mundo e tem um impacto severo na agricultura. Estima-se que 20% de toda a terra irrigada estejam atualmente afetados pelo estresse salino. Esse estresse tem dois componentes: estresse osmótico não específico, que causa déficits de água, e efeitos iônicos específicos resultantes da acumulação de íons tóxicos, que interferem na absorção de nutrientes e provocam citotoxicidade. As plantas tolerantes ao sal, geneticamente adaptadas à salinidade, são denominadas halófitas (do grego, halo = “salgado”), ao passo que as plantas menos tolerantes ao sal, não adaptadas à salinidade, são chamadas de glicófitas (do grego, glyco = “doce”). Sob condições não salinas, o citosol de células de plantas superiores contém cerca de 100 mM de K* e menos de 10 mM de Na”, um ambiente iônico no qual as enzimas têm funcionamento ótimo. Em ambientes salinos, os níveis citosólicos de Na” e CI superam 100 mM, e esses íons se tornam citotóxicos. As concentrações altas de sais causam desnaturação de proteínas e desestabilização de membranas, pela redução da hidratação dessas macromoléculas. Contudo, Na* é um desnaturante mais potente do que K*. Em concentrações elevadas, o Na” apoplástico também compete por sítios no transporte de proteínas que são necessárias para a absorção de Kº de alta afinidade (ver Capítulo 6), um

macronutriente essencial (ver Capítulo 5). Os efeitos da salinidade alta nas plantas ocorrem por um processo de duas fases: uma resposta rápida à elevada pressão osmótica na interface raiz-solo e uma resposta mais lenta causada pela acumulação de Na* (e CI) nas folhas. Na fase osmótica, há uma diminuição no crescimento da parte aérea, com redução da expansão foliar e inibição da formação de gemas laterais. A segunda fase inicia com a acumulação de quantidades tóxicas de Na" nas folhas, levando à inibição da fotossíntese e dos processos biossintéticos. Embora na maioria das espécies o Na" atinja concentrações tóxicas antes do CI", algumas espécies, com as cítricas, a videira e a soja, são altamente sensíveis ao excesso de CI". O estresse luminoso pode ocorrer quando plantas adaptadas ou aclimatadas à sombra são sujeitas à luz solar plena O estresse luminoso pode ocorrer quando o excesso de alta intensidade luminosa absorvido pela planta supera a capacidade da maquinaria fotossintética de converter luz em açúcares, como no caso de uma planta adaptada ou aclimatada à sombra repentinamente sujeita à luz solar plena. Em resposta à sombra, a maioria das plantas terrestres adiciona ao PSII mais unidades de clorofila de captação de luz (LHCIL light-harvesting chlorophyll), aumentando o tamanho da antena, ou eleva o número de centros de reação do PSII em relação ao PSI, aumentando a captura de luz e a transferência de energia (ver Capítulo 7). Se as plantas adaptadas ou aclimatadas à sombra forem repentinamente submetidas à luz solar plena, o excesso de energia luminosa absorvido pelos complexos antena — ampliados e transferidos para os centros de reação — pode superar a capacidade de a reação no escuro converter energia em açúcares. Em vez disso, os elétrons que chegam aos centros de reação são desviados para o oxigênio atmosférico, gerando EROs, que, por sua vez, podem causar dano celular. O estresse térmico afeta um amplo espectro de processos fisiológicos O estresse térmico prejudica o metabolismo vegetal devido a seu efeito diferencial sobre a estabilidade proteica e reações enzimáticas. Isso provoca o desacoplamento de diferentes reações e a acumulação de intermediários tóxicos e EROs. O estresse pelo calor aumenta a fluidez das membranas, enquanto o estresse pelo frio diminui a fluidez das membranas, provocando o desacoplamento de diferentes complexos multiproteicos, a perturbação do fluxo de elétrons e das reações energéticas, além da desarticulação da homeostase e da regulação iônica. O calor e o frio

podem também desestabilizar e desintegrar, ou superestabilizar e fortalecer, estruturas secundárias de DNA e RNA, respectivamente, causando a ruptura da transcrição, tradução, ou processamento e reciclagem (turnover) de RNA. Além disso, o estresse térmico pode bloquear a degradação de proteínas, causando o fortalecimento de agregados proteicos. Essas massas proteicas transtornam

as funções celulares normais por interferência no funcionamento do citoesqueleto e de organelas associadas. A inundação resulta em estresse anaeróbico à raiz Quando um campo é inundado, os níveis de O, na superfície da raiz decrescem drasticamente porque a maior parte do ar no solo é deslocada pela água, considerando que a concentração de O, da água é expressivamente mais baixa que a do ar: a atmosfera contém cerca de 20% de O, ou 200.000 ppm, em comparação com menos de 10 ppm de O, dissolvido no solo inundado. Nessas condições, a respiração nas raízes é suprimida, e a fermentação é aumentada. Essa mudança metabólica pode provocar esgotamento de energia, acidificação do citosol e toxicidade pela acumulação de etanol. Como consequência do esgotamento de energia, muitos processos, como a síntese de proteínas, são suprimidos. O estresse anaeróbico pode causar morte celular em horas ou dias, dependendo do grau de adaptação genética da espécie. Mesmo se a planta privada de O, retornar aos níveis normais desse gás, o processo de recuperação por si só pode constituir um perigo. Enquanto as raízes estiverem sob estresse anaeróbico, a ausência de O, impede a formação de EROs. Porém, se o nível de O, no solo aumentar rapidamente, grande parte dele é utilizada para formar EROs, causando dano oxidativo às células da raiz. Durante o estresse por congelamento, a formação de cristal de gelo extracelular provoca desidratação celular As plantas sujeitas a temperaturas de congelamento devem enfrentar a formação de cristais de gelo, tanto no âmbito extracelular quanto no intracelular. A formação de cristais de gelo intracelular quase sempre se mostra letal à célula. No entanto, a água no apoplasto é relativamente diluída e, portanto, tem um ponto de congelamento mais alto do que a do simplasto mais concentrado. Como consequência, cristais de gelo tendem a se formar no apoplasto e em traqueídes e vasos, ao longo dos quais o gelo pode se propagar rapidamente. A formação de cristais de gelo diminui o potencial hidrico (7) do apoplasto, que se torna mais negativo que o do simplasto. Água não congelada dentro da célula se move para baixo nesse gradiente, em direção aos cristais de gelo nos espaços intercelulares. À medida que a água deixa a célula, a membrana plasmática contrai-se e afasta-se da parede celular. Durante esse processo, a membrana plasmática, enrijecida pela temperatura baixa, pode ficar danificada. Quanto mais baixa a

temperatura, mais água se desloca para baixo nesse gradiente em direção à água congelada. Por exemplo, a —10ºC, o simplasto perde cerca de 90% de sua água osmoticamente ativa para o apoplasto. Nesse sentido, o estresse pelo congelamento tem muito mais em comum com o estresse pela seca. Como ocorre com o estresse pela seca, as células que já estão desidratadas, como as nas sementes e nos grãos de pólen, têm menos probabilidade de passarem por outra desidratação pela formação de cristais extracelulares. Capítulo 24 e Estresse Abiótico | 737 Os metais pesados podem imitar nutrientes minerais essenciais e gerar espécies reativas de oxigênio A absorção de metais pesados como cádmio (Cd), arsênico (As) e alumínio (Al) pela célula vegetal pode levar à acumulação de EROs, inibição da fotossíntese, desorganização da estrutura de membrana e homeostase iônica, inibição de reações enzimáticas e ativação da morte celular programada (MCP). Uma razão pela qual os metais pesados são tão tóxicos é que eles podem imitar outros metais essenciais (p. ex. Ca” e Mg”), assumir seus lugares em reações essenciais e romper essas reações. O cádmio, por exemplo, pode substituir o magnésio na clorofila ou o cálcio na calmodulina (proteína de sinalização do cálcio), prejudicando a fotossíntese e a transdução de sinal. A imitação de elementos essenciais pode também explicar o ingresso de cádmio e outros metais pesados nas células via canais que se desenvolveram para transportar elementos essenciais. Os metais pesados podem também ligar-se a diferentes enzimas e inibi-las, além de interagir diretamente como o oxigênio para formar EROs. As deficiências de nutrientes minerais são uma causa de estresse Conforme foi discutido no Capítulo 5, as deficiências em um ou mais nutrientes minerais essenciais provocam uma gama de desordens no metabolismo vegetal. Essas deficiências podem ocorrer mesmo na presença de um suprimento adequado de nutrientes, se o pH do solo converter o equilíbrio do nutriente em uma forma insolúvel, tornando-o indisponível para absorção. A maioria dos nutrientes minerais está disponível entre níveis de pH de 4,5 e 6,5 e torna-se insolúvel abaixo ou acima dessa faixa (ver Figura 5.5). O estresse nutricional ou o estresse por pH quase sempre resulta na supressão do crescimento e da reprodução vegetal. A razão dessa supressão é que os nutrientes minerais são componentes de enzimas essenciais e de constituintes estruturais das células. Um fornecimento insuficiente de ferro ou magnésio, por exemplo, resulta no decréscimo do conteúdo de heme, que é

necessário para a biossíntese de clorofilas e citocromos. Sem clorofilas e citocromos para conduzir as transferências de elétrons, a produção de energia na célula cessa. O ozônio e a luz ultravioleta geram espécies reativas de oxigênio que causam lesões e induzem a morte celular programada O ozônio penetra na planta pelos estômatos abertos e é convertido em diferentes formas de EROs. Essas EROs causam peroxidação lipídica e a oxidação de proteínas, RNA e DNA. Esses efeitos tóxicos induzem a formação de lesões em folhas que são características da ativação da MCP. Em geral, o tipo de lesões (clorose de folhas e necrose de tecidos) e a gravidade das injúrias dependem do grau de exposição ao ozônio e podem variar nas diferentes

738 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento espécies vegetais. A diminuição da espessura da camada de ozônio na atmosfera superior da Terra reduz a filtragem da radiação ultravioleta (UV), resultando em um aumento nessa radiação que atinge a superfície da Terra. Além de seus efeitos na fotossíntese, a radiação UV também induz a formação de EROs que podem provocar mutações durante a replicação do DNA. A acumulação de EROs induzida pela UV provoca a ativação da MCP e a formação de lesões. O estresse pelo ozônio e pela UV causa supressão do crescimento vegetal e redução dos rendimentos agronômicos. Combinações de estresses abióticos podem induzir rotas de sinalização e metabólicas exclusivas No campo, as plantas são muitas vezes sujeitas simultaneamente a uma combinação de estresses abióticos distintos. Os estresses pela seca e pelo calor são exemplos de dois tipos que quase sempre ocorrem juntos no ambiente, com resultados devastadores. Entre 1980 e 2004, nos Estados Unidos, o custo do dano à lavoura devido à seca mais o calor foi seis vezes maior do que o custo devido à seca sozinha (Figura 24.64). A aclimatação fisiológica de plantas a uma combinação de estresses abióticos distintos é diferente da aclimatação a estresses abióticos distintos aplicados individualmente. A Figura 24.6B mostra os efeitos do calor e da seca, aplicados separadamente, sobre quatro parâmetros fisiológicos de (A) 1400 Ê 5 120 o 100 E T E 80 H e) o 60H Ko) S 40$ e 206 q | ES Seca Seca Congela- Inundação e calor mento (0) Transcritos Metabólitos Seca Calor Seca Calor (1.571) (540) (23) (18) 772 5) Seca e calor Seca e calor (1.833) (28) Arabidopsis: fotossíntese, respiração, condutância estomática e temperatura foliar. Os perfis fisiológicos referentes aos dois estresses aplicados de maneira individual foram completamente diferentes. O calor sozinho causou uma elevação da temperatura foliar e um aumento grande na condutância estomática. A seca, no entanto, foi mais inibidora à fotossintese e à abertura estomática. O principal efeito da combinação de seca e calor foi uma elevação expressiva na temperatura foliar que poderia ser letal à planta. A combinação de calor e seca também induziu padrões de expressão gênica e biossíntese de metabólitos diferentes daqueles para cada estresse individualmente. Conforme mostra a Figura 24.6C, seca mais calor causaram a acumulação de 772 transcritos únicos (amarelo) e 5

metabólitos únicos (amarelo), demonstrando que a aclimatação de plantas à combinação deles é diferente em muitos aspectos da aclimatação de plantas ao estresse pela seca ou pelo calor aplicados individualmente. As diferenças em parâmetros fisiológicos, acumulação de transcritos e metabólitos poderiam ser uma consequência de respostas fisiológicas conflitantes aos dois estresses. Por exemplo, durante o estresse pelo calor, as plantas aumentam sua condutância estomática, que esfria suas folhas pela transpiração. Contudo, se o estresse pelo calor ocorrer simultaneamente com a seca, os estômatos são fechados, provocando uma elevação de 2 a 5ºC da temperatura foliar. ! Seca Seca e calor (B) 250 MN o [o] 150 100 Sal [e] Porcentagem do controle Calor Controle E Fotossíntese EM Respiração EM Condutância estomática E Temperatura foliar Figura 24.6 Efeito da combinação de estresses abióticos na produtividade, na fisiologia e nas respostas moleculares de plantas. (A) Entre 1980 e 2004, as perdas na agricultura dos Estados Unidos resultantes da combinação de estresse pela seca e pelo calor foram muito mais altas do que as perdas causadas pela seca, pelo congelamento ou pela inundação individualmente. (B) Efeito da combinação de seca e calor na fisiologia vegetal. Observe o fechamento completo dos estômatos, que resulta em uma temperatura foliar mais elevada. (C) Diagramas de Venn mostrando o efeito da combinação de seca e calor sobre o transcriptoma (à esquerda) e o metaboloma (à direita) de plantas. (De Mittler, 2006.)

Seca Salinidade Calor Resfriamento Congelamento Ozônio Patógeno UV Deficiência de nutrientes Concentração alta de CO, Luminosidade alta Seca Salinidade Calor Resfriamento Congelamento Ozônio Patógeno UV Deficiência de nutrientes Concentração alta de CO, E Luminosidade Desconhecido alta Impacto negativo potencial Impacto positivo potencial Sem interação O estresse salino ou por metais pesados poderia constituir um problema similar quando combinado com o estresse pelo calor, porque o aumento da transpiração poderia determinar o aumento da absorção de sal ou metais pesados. Por outro lado, algumas combinações de estresses poderiam ter efeitos benéficos em plantas, em comparação aos estresses individuais aplicados separadamente. Por exemplo, a seca, que causa fechamento estomático, poderia potencialmente acentuar a tolerância ao ozônio. A "matriz de estresses" mostrada na Figura 24.7 resume as diferentes combinações de condições ambientais que poderiam ter um impacto significante na produção agrícola. Entre várias combinações de estresses que poderiam ter um efeito deletério na produtividade de lavouras estão seca e calor, salinidade e calor, estresse nutricional e seca, bem como estresse nutricional e salinidade. As interações que poderiam ter um impacto benéfico abrangem seca e ozônio, ozônio e UV, assim como concentração elevada de CO, combinada com seca, ozônio e luminosidade alta. As interações de estresses mais estudadas talvez sejam aquelas de diferentes estresses abióticos com estresses bióticos, como pragas ou patógenos. Na maioria dos casos, a exposição prolongada às condições de estresses abióticos, como a seca ou a salinidade, resulta no enfraquecimento das defesas vegetais e no aumento da suscetibilidade a pragas ou patógenos. A exposição sequencial a estresses abióticos diferentes às vezes confere proteção cruzada Vários estudos têm registrado que a aplicação de uma determinada condição de estresse abiótico pode aumentar a tolerância de plantas a uma exposição subsequente a um tipo diferente de estresse abiótico. Esse fenômeno é deCapítulo 24 e Estresse Abiótico 739 Figura 24.7 | Matriz de estresses. Diferentes combinações de estresses ambientais potenciais podem ter efeitos distintos em lavouras. A matriz é codificada com cores para indicar as combinações que foram estudadas com diferentes culturas agrícolas e seu efeito geral no crescimento e na produtividade. (De Mittler e Blumwald, 2010.) nominado proteção

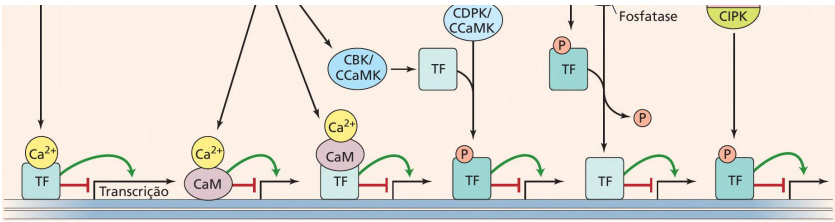
cruzada. Isso ocorre porque muitos estresses provocam acumulação das mesmas proteínas gerais de resposta ao estresse e metabólitos — por exemplo, enzimas inativadoras de EROs, chaperonas moleculares e osmoprotetores —, que persistem nas plantas por algum tempo, mesmo após as condições de estresse terem abrandado. A aplicação de um segundo estresse às mesmas plantas submetidas ao estresse inicial pode ter, por isso, um efeito reduzido, pois elas já estão preparadas e prontas para enfrentar vários aspectos diferentes das novas condições de estresse. O exemplo de proteínas de choque térmico é discutido mais adiante neste capítulo. Mecanismos sensores de estresse em plantas As plantas usam diversos mecanismos sensores de estresse abiótico. Como discutido anteriormente, o estresse ambiental rompe ou altera muitos processos fisiológicos vegetais, afetando a estabilidade de proteínas ou do RNA, o transporte iônico, o acoplamento de reações ou outras funções celulares. Algumas dessas perturbações primárias poderiam estar sinalizando à planta que ocorreu uma mudança nas condições ambientais e que é o momento de responder, mediante alteração de rotas existentes ou ativação de rotas de resposta ao estresse. Pelo menos, cinco tipos diferentes de mecanismos sensores de estresse podem ser distinguidos: º Sensor físico refere-se aos efeitos mecânicos de estresse na planta ou na estrutura celular, como, por exemplo, o encolhimento da membrana plasmática em relação à parede celular durante o estresse pela seca. º Sensor biofísico pode envolver mudanças na estrutura proteica ou na atividade enzimática, como a inibição de diferentes enzimas durante o estresse pelo calor. º Sensor metabólico em geral resulta da detecção de subprodutos que se acumulam nas células devido ao desacoplamento de reações enzimáticas ou de transferência de elétrons, como a acumulação de EROs durante o estresse causado pela luminosidade excessiva. * Sensor bioquímico com frequência envolve a presença de proteínas especializadas que se desenvolveram como sensoras de um estresse em especial; por exemplo, canais de cálcio que podem sentir alterações na temperatura e alterar a homeostase do Ca”. * Sensor epigenético refere-se às modificações da estrutura do DNA ou do RNA que não alteram sequências genéticas, como as alterações na cromatina que ocorrem durante o estresse térmico.

 Cada um desses mecanismos sensores de estresse pode atuar individualmente ou em combinação para ativar rotas de transdução de sinal a jusante. Sensores de ação precoce fornecem o sinal inicial para a resposta ao estresse A Figura 24.8 apresenta um diagrama dos possíveis eventos iniciais no mecanismo sensor de estresse abiótico e as rotas de transdução de sinal e de aclimatação ativadas por esses eventos. Até agora, foram identificados vários exemplos possíveis de mecanismos sensores de estresse que atuam na rota. Eles incluem: * Um canal de cálcio (canal de cálcio regulado por nucleotídeos cíclicos), identificado em Arabidopsis, que é sensível às alterações na temperatura e necessário para a aclimatação ao estresse pelo calor. * Uma quinase (SnRK1, quinase 1 relacionada a SNF1, de SNF1-related kinase 1) que é sensível ao esgotamento da energia durante o estresse e ativa centenas de transcritos de resposta ao estresse. * Uma histidina quinase de membrana plasmática (ATHK1) que é sensível ao estresse osmótico e ativa respostas dependentes de ABA e independentes de ABA. * Uma proteína (Srlk) quinase receptora rica em repetições de leucina (LRRK, leucine-rich repeat receptor kinase) que, em Arabidopsis, atua como um regulador a montante de resposta à salinidade. * Uma enzima 1 requerente de inositol (IREI, inositol-requiring enzyme), sensor na membrana do retículo endoplasmático, que é uma proteína-chave necessária para a tolerância ao calor em plantas. * Um fator de resposta ao etileno associado à hipoxia, membro do grupo VII dos fatores de transcrição, que é sensível aos níveis de oxigênio durante a resposta à hipoxia. Nos últimos anos, os cientistas começaram a usar ferramentas avançadas identificar importantes rotas de resposta ao estresse e redes envolvidas na aclimatação das plantas. Na próxima seção, são estudadas algumas das principais rotas de sinalização utilizadas pelas plantas para realizar a transdução de sinais específicos de estresse e aclimatar-se às novas condições de estresse. Rotas de sinalização ativadas em resposta ao estresse abiótico Os mecanismos iniciais sensores de estresse já descritos desencadeiam uma resposta a jusante que compreende múltiplas rotas de transdução de sinal. Essas rotas envolvem cálcio, proteínas quinases, proteínas fosfatase, sinalização de EROs, ativação de reguladores de transcrição, acumulação de hormônios vegetais e assim por diante. Os sinais específicos de

estresse que emergem dessas rotas, por sua vez, ativam ou suprimem diversas redes que podem permitir a continuidade do crescimento e da reprodução sob condições de estresse ou capacitam a planta a sobreviver ao estresse até o retorno de condições mais favoráveis. Nesta seção, são consideradas mais detalhadamente essas rotas de sinalização e suas interações. Os intermediários da sinalização de muitas rotas de resposta ao estresse podem interagir Os aumentos induzidos pelo estresse nas concentrações de cálcio citosólico e EROs são importantes eventos de sinalização inicial em muitas rotas de aclimatação. Os níveis de cálcio celular são controlados por canais de cálcio, transportadores de Ca”'-Hº do tipo antiporte e Ca”-ATPases, que medeiam sua mobilização dos compartimentos de reserva como os vacúolos, o retículo endoplasmático e a parede celular (ver Capítulo 6). Por meio de vários mecanismos, o cálcio regula fatores de transcrição. Como moscomo a transcriptômica, a proteômica e a metabolômica para estudar simultaneamente milhares de transcritos, proteínas e compostos químicos que são alterados nas plantas em resposta ao estresse abiótico. Essas análises genômicas em grande escala permitiram aos pesquisadores Estresse abiótico Figura 24.8 Efeitos iniciais no mecanismo sensor de estresse abiótico pelas plantas (caixas azuis) e nas rotas de transdução de sinal e de aclimatação ativadas por esses eventos (caixas amarelas). (De Mittler et al., 2012.) Fluidez de membrana, plataformas lipídicas, ativação de canais iônicos (Ca?) Estabilidade proteica, exposição de resíduos hidrofóbicos, tradução/degradação alterada, desmontagem do citoesqueleto Alterações na cromatina, interações DNA-proteína, deslocamento de histonas Reações enzimáticas, fluxos não acoplados; ATP, NADPH, EROs e alterações redox Desenrolamento do RNA, cinética do miRNA, funcionamento do espliceossomo

Capítulo 24 e Estresse Abiótico 741 ESTRESSE Fosfatase DNA Figura 24.9 Por diversos mecanismos, a elevação do cálcio celular induzida pelo estresse pode regular a transcrição. O aumento dos níveis de cálcio pode resultar na sua ligação a diferentes proteínas, incluindo fatores de transcrição (TFs, transcription factors), diversas calmodulinas (CaM), quinases (p. ex., proteínas quinase dependentes de cálcio [CDPKs]) ou proteínas de ligação a quinases (p. ex., CBLs [proteínas calcineurinas do tipo B, calcineurin B-like] tra a Figura 24.9, o cálcio pode ativar a expressão gênica ligando-se diretamente a certos fatores de transcrição. Como alternativa, ele forma complexos de Ca?*-CaM, que podem ativar a transcrição direta ou indiretamente, mediante ligação a um fator de transcrição. O cálcio também ativa diversas proteínas quinases e fosfatase que regulam a expressão gênica, seja por fatores de transcrição fosforilantes (ativadores) ou desfosforilantes (inibidores). Como consequência, as vastas redes celulares de proteínas quinases e fosfatase exercem um papel essencial na integração das rotas de resposta ao estresse. O nível de estado estacionário de EROs na célula é governado pelo balanço entre reações de geração e reações de inativação de EROs (Figura 24.10). A geração de EROs ocorre em vários compartimentos celulares e como consequência das atividades de oxidases especializadas, como NADPH-oxidases, aminoxidases e peroxidases ligadas à parede celular (Tabela 24.2). A inativação de EROs é realizada por moléculas antioxidantes, como ascorbato, glutationa, vitamina E e carotenoides, e por enzimas antioxidantes, como superóxido dismutase, ascorbato peroxidase e catalase. Muitos tipos de estresses bióticos e abióticos desencadeiam a produção de EROs (ver Figura 24.4). Como as EROs podem desencadear a abertura de canais de cálFosfatase que ligam CIPKs [proteínas quinase de interação com CBL, CBL-interacting protein kinases]) e fosfatases que direta ou indiretamente ativam ou suprimem a transcrição, causando a ativação de rotas de aclimatação. CCaMK, proteína quinase dependente de calmodulina e Ca?*; CBK, proteína quinase de ligação à calmodulina, calmodulin-binding protein kinase. (De Reddy et al., 2011.) Metabolismo (reações de => geração de EROS) Figura 24.10 Ciclo básico de EROS. Reações metabólicas celulares típicas, como fotossíntese, respiração, fotorrespiração e oxidação lipídica, geram EROS. Diversos sensores monitoram os

níveis de EROs nas células; um aumento nas EROs ativa uma rede de transdução de sinal que, por sua vez, ativa mecanismos de inativação de EROs, como ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT) e superóxido dismutase (SOD). A rede de sinalização também modula diversas reações metabólicas e, quando necessário, suprime algumas das rotas de produção de EROS. O resultado geral do ciclo é a manutenção controlada dos níveis de EROs nas células.



742 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento TABELA 24.2 Espécies reativas de oxigênio Molécula Abreviatura(s) Oxigênio molecular (estado basal tripleto) 0,:*5 Oxigênio singleto (primeiro estado Hoy VA excitado singleto) Ânion superóxido O Peróxido de hidrogênio HO, Radical hidroxila oHT Radical peridroxila OE Ozônio O Óxido nítrico NO Fonte: Jones et al., 2013. Fontes Forma mais comum do gás dioxigênio Irradiação por UV, fotoinibição, reações de transferência de elétrons no PSI Reações mitocondriais de transferência de elétrons, reação de Mehler (redução de O, pelo centro ferro-enxofre do PSI), fotorrespiração nos glioxissomos, reações nos peroxissomos, membrana plasmática, oxidação do paraquat, fixação de nitrogênio, defesa contra patógenos, reação de O, e OH" no apoplasto, homóloga da queima respiratória (NADPH-oxidase) Fotorrespiração, B-oxidação, decomposição de 0," induzida por prótons, defesa contra patógenos Decomposição de O; no apoplasto, defesa contra patógenos, reação de Fenton Reação de O, e OH" no apoplasto Descarga elétrica ou irradiação UV na estratosfera, irradiação UV de produtos da combustão na troposfera Nitrato redutase, redução de nitrito pela cadeia mitocondrial de transporte de elétrons cio, e aumentos nas concentrações de Ca?! citosólico podem ativar proteínas quinase dependentes de cálcio (CDPKs, calcium-dependent protein kinases), que ativam a NADPH-oxidase, as rotas de cálcio e EROs podem interagir em um ciclo de retroalimentação positiva (Figura 24.11). A elevação dos níveis de cálcio e EROs durante os estágios iniciais da resposta ao estresse ativa proteínas quinase e fosfatase que fosforilam e desfosforilam fatores de transcrição diferentes (ver Figura 24.9). Ativação ou inibição de fatores de transcriEspaço apoplástico Figura 24.11 | Interação entre EROS e sinalização do cálcio mediada por proteínas homólogas da oxidase de queima respiratória (RBOH, respiratory burst oxidase homolog) (NADPH-oxidases), proteínas quinase dependentes de cálcio (CDPKs) e canais de cálcio ativados por EROs. As EROSs ativam canais de cálcio na membrana plasmática (à esquerda). A seguir, os níveis elevados de cálcio no citosol ativam as CDPKSs (parte inferior) que fosforilam e ativam as proteínas RBOH (à direita), as quais geram mais EROS. As proteínas RBOH têm seis domínios transmembrana. O domínio citoplasmático aminoterminal de proteínas RBOH contém quatro serinas (Ser) que podem ser fosforiladas por CDPKs e dois EF-hands

que podem se ligar diretamente ao cálcio. Canais de cálcio similares ativados por EROs são encontrados na membrana do vacúolo (não mostrados). Citosol ção durante o estresse abiótico podem também resultar de mudanças no status redox da célula que são sentidas diretamente por certos fatores de transcrição. Quando as plantas são submetidas a múltiplos estresses, pode ocorrer interferência entre hormônios, mensageiros secundários e proteínas quinase ou fosfatase envolvidas em cada uma das rotas de estresse. Proteínas quinase ativadas por mitógeno (MAPKs, mitogen-activated protein kinases), por exemplo, regulam várias respostas aos Canal de cálcio ativado por EROs Membrana plasmática

Módulo MAPK generalizado Estímulo Estresse pela Estresse do estresse temperatura (frio/calor) oxidativo I 1 TT Membrana | plasmática 1 SOS1 Mensageiros! secundários ! y hormônios ! Gg I ox vv E] 1 Gar) | ERIC RA A ENPE | I » | ADD «4,] Y Gar) MKK5? MKK2Z 1 MKK1 MKK1/ MKK5 JATPE À MKK2Z 1 A) | (ADP) ! Y 1 | Y MPK4 MPKS MPK6 o CSsD1/CSD2 De TST MPK3 MPK4 MPK6 MPK4 | | | | Alvo RAV1, STZ, CBF/DREB Figura 24.12 Representação esquemática da interferência de diferentes mensageiros secundários, hormônios e módulos MAPK que regulam respostas aos estresses abióticos em plantas. A progressão geral de uma cascata MAP3K/MAP2K/MAPK (i.e. um estresses abióticos em Arabidopsis. As MAPKs participam nas cascatas MAP3K/MAP2K/ MAPK, coletivamente conhecidas como módulos de MAPKs. As respostas a estresse térmico, estresse oxidativo, estresses salino e osmótico e estresse pela seca são reguladas por módulos da mesma rota básica das MAPKSs (Figura 24.12). Essas quatro respostas ao estresse também compartilham intermediários de sinalização a montante, tais como cálcio, ácido fosfatídico e EROs. Portanto, a produção de intermediários de sinalização em qualquer uma das respostas ao estresse pode afetar as outras três respostas. A aclimatação ao estresse envolve redes reguladoras transcricionais denominadas regulons Os reguladores transcricionais ou fatores de transcrição são proteínas que ligam sequências específicas de DNA e ativam ou suprimem a expressão de genes diferentes. Um fator de transcrição específico pode ligar-se aos promotores de centenas de genes diferentes e afetar simultaneamente sua expressão. Um fator de transcrição pode também se ligar ao promotor de um gene que codifica outro fator de transcrição e, desse modo, ativa ou suprime sua expressão. Dessa maneira, pode ocorrer uma cascata de regulação transcricional de expressão gênica. Capítulo 24 e Estresse Abiótico 743 Estresse pela seca Estresse salino e estresse osmótico ace Et / N a a N ! E] / 1 q : , | v A ! q Y “y i * I 1] 1 I] 1] Y 2 MKK2 MKK1 MKK5 MKK4 Ed! MPK3 MPK6 MPK4 MPK9 MPK12 Canal de ânions/ fechamento estomático módulo MAPK completo) é mostrada à esquerda, e as rotas ativadas em resposta a diferentes estresses são mostradas à direita. (De Smékalová et al., 2013.) As combinações de fatores de transcrição diferentes podem gerar uma rede gênica que responde a um estímulo abiótico específico, com alguns genes sendo ativados e alguns suprimidos. Essas redes

reguladoras transcricionais que respondem ao estresse abiótico têm sido chamadas de regulons de resposta ao estresse. Um exemplo de um regulon de resposta ao estresse é mostrado na Figura 24.13. A vantagem do uso de regulons para controlar a resposta de plantas a determinado estresse abiótico é que eles ativam rotas específicas de resposta ao estresse, ao mesmo tempo em que suprimem outras rotas desnecessárias ou que poderiam até danificar a planta durante o estresse. Por exemplo, na resposta às condições luminosas altas, pode ser necessário suprimir certos genes que codificam proteínas antena fotossintéticas, mas pode ser necessário ativar outros genes codificadores da inativação de EROS. Os genes dos cloroplastos respondem à intensidade luminosa alta emitindo sinais de estresse ao núcleo Em geral, pensa-se no núcleo como a organela principal da célula, que controla as atividades das outras organelas mediante regulação da expressão gênica nuclear. Contudo, a sinalização retrógrada ou reversa do cloroplasto para o

Figura 24.13 Exemplo de duas rotas de transdução de sinal ativadas por estresse abiótico, que usam quatro tipos diferentes de regulons (redes de fatores de transcrição) para ativar mecanismos de aclimatação. Os regulons mostrados pertencem às famílias MYC/MYB, bZIP, DREB e NAC. 744 | Unidadelll +« Crescimento e Desenvolvimento Seca/salinidade Frio NA Percepção do sinal AR Rotas de Rota dependente | | Rota independente transdução de ABA de ABA Para cada regulon, é apresentado o nome do elemento cis do DNA ligado pelos fatores de transFatores de transcrição Elementos cis de genes-alvo Tolerância núcleo também tem sido proposta para mediar a percepção do estresse abiótico. Muitas condições de estresse abiótico afetam os cloroplastos, de maneira direta ou indireta, e podem potencialmente gerar sinais com capacidade de influenciar a expressão gênica nuclear e respostas de aclimatação. Por exemplo, o estresse luminoso pode causar super-redução da cadeia de transporte de elétrons, aumento da acumulação de EROs e alteração do potencial redox. Durante a aclimatação ao estresse luminoso, os níveis do complexo de captura de luz IH (LHCII, light-harvesting complex II) declinam devido à regulação para baixo (down-regulation) do gene Lhcb, que codifica a apoproteína Figura 24.14 Sinalização sistêmica rápida em resposta à sensação física de uma lesão (seta). (A) Imagem do lapso de tempo de um sinal sistêmico rápido iniciado por uma lesão, usando um repórter luciferase fusionado ao promotor do gene ZAT12 responsivo a EROS. A luz é emitida dos tecidos onde a luciferase é expressa. (B) Modelo esquemático da onda de EROs requerida para mediar a sinalização sistêmica rápida em resposta ao estresse abiótico. A onda de EROs é gerada por um processo de produção ativo e autopropagante (sem difusão) que parte do tecido inicial sujeito ao estresse e se propaga para toda a planta. Cada célula ao longo do trajeto do sinal ativa suas proteínas RBOH (NADPH-oxidase) e gera EROs. Quando alcança seu alvo sistêmico, o sinal ativa os mecanismos de aclimatação na planta inteira. A onda de EROs é acompanhada por uma onda de cálcio e sinais elétricos. (De Mittler et al., 2011, e Suzuki et al., 2013.) (A) O min it min 5 min Campo claro LN NAN crição. (De Lata e Prasad, 2011.) do complexo LHCII (ver Capítulo 7). Como o Lhcb é um gene nuclear, o cloroplasto emite para o núcleo um sinal de estresse não identificado que regula para baixo a expressão desse gene. O gene

nuclear ABI4 codifica um fator de transcrição que suprime a expressão de genes Lhcb. Em Arabidopsis, há evidência de que o gene GUN do cloroplasto atue a montante de ABI4 durante a aclimatação ao estresse luminoso. Em outras palavras, a proteína GUN1 percebe o sinal de estresse original no cloroplasto e gera (B) RESPOSTA, 4 Onda de EROs —=u. ESTÍMULO Ego po) NADPH-oxidase (RBOHD) 10min Tem

ou transmite um segundo sinal ao núcleo, que provoca a ligação de ABI4 ao promotor do gene Lhcb e o bloqueio da transcrição. A onda de autopropagação de EROs medeia a aclimatação sistêmica adquirida Como na resistência sistêmica adquirida (SAR, systemic acquired resistance) durante o estresse biótico (ver Capítulo 23), o estresse abiótico aplicado a uma parte da planta gera sinais que podem ser transportados para o resto dela, iniciando a aclimatação mesmo em partes que não foram submetidas ao estresse. Esse processo é chamado de adclimatação sistêmica adquirida (SAA, systemic acquired acclimation). Tem sido demonstrado que respostas rápidas de SAA a diferentes condições de estresses abióticos, incluindo calor, frio, salinidade e intensidade luminosa alta, são mediadas por uma onda de autopropagação de produção de EROs, que se desloca a uma velocidade de cerca de 8,4 cm min”! e é dependente da presença de uma NADPH-oxidase específica, homóloga D da oxidase de queima respiratória (RBOHD, respiratory burst oxidase homolog D), a qual está localizada na membrana plasmática (Figura 24.14). As velocidades rápidas de sinais sistêmicos-estresse abiótico, detectadas com imagens de luciferase nesses experimentos, sugerem que muitas das respostas aos estresses abióticos podem ocorrer de modo muito mais rápido do que se considerava anteriormente. Mecanismos epigenéticos e pequenos RNAs fornecem proteção adicional contra o estresse Até agora, discutiram-se as respostas ao estresse abiótico em termos de cascatas de sinalização e expressão gênica alterada — processos de aclimatação que podem ser revertidos quando surgem condições mais favoráveis. Recentemente, a atenção tem enfatizado as mudanças epigenéticas, que potencialmente podem proporcionar adaptação de longo prazo ao estresse abiótico. Uma vez que algumas modificações da cromatina são herdáveis por mitose e meiose, as mudanças epigenéticas induzidas pelo estresse podem ter implicações evolutivas. A imunoprecipitação de cromatina de DNA com ligação cruzada a histonas modificadas, associada a modernas tecnologias de sequenciamento, abriu as portas às análises genômicas de mudanças no epigenoma. Metilação estável ou herdável do DNA e modificações das histonas atualmente têm sido vinculadas a estresses abióticos específicos (Figura 24.15). O papel da regulação epigenética do período de florescimento tem sido estudado em Arabidopsis, em relação aos genes conhecidos por seu

envolvimento no estresse abiótico. Mutações em alguns dos genes envolvidos nos processos epigenéticos durante o estresse causam mudanças nos períodos de floração. Por exemplo, revelou-se que o florescimento tardio do mutante hos15 sensível ao congelamento resulta da desacetilação dos genes do florescimento SOC e FT (ver Capítulo 20). Normalmente, o repressor do florescimento FLC (uma proteína MADS-box) Capítulo 24 « Estresse Abiótico 745 é epigeneticamente reprimido durante a vernalização, permitindo a aquisição da competência para florescer após exposição prolongada a temperaturas baixas. Foi demonstrado que esse processo envolve várias proteínas diferentes, que poderiam alterar a remodelação da cromatina. O envolvimento de pequenos RNAs em respostas ao estresse abiótico tem recebido mais atenção nos últimos anos. Os pequenos RNAs pertencem a pelo menos dois grupos diferentes: micro-RNAs (miRNAs) e pequenos RNAs de interferência (siRNAs, short interfering RNAs) endógenos. Micro-RNAs e siRNAs podem causar silenciamento gênico pós-transcricional via degradação de mRNA no citosol mediada por RISC (complexo de silenciamento induzido por RNA, RNA-induced silencing complex) (ver Capítulo 2). Além disso, siRNA pode suprimir a expressão gênica mediante alteração das propriedades da cromatina nos núcleos via RITS (silenciamento transcricional induzido por RNA, RNA-induced transcriptional silencing). O envolvimento de pequenos RNAs na supressão da tradução de proteínas durante o estresse também foi proposto. Foi demonstrado que miRNAs e siRNAs controlam a expressão gênica durante diferentes estresses abióticos: pelo frio, pela deficiência de nutrientes, pela desidratação, pela salinidade e oxidativo. As interações hormonais regulam o desenvolvimento normal e respostas ao estresse abiótico Os hormônios vegetais medeiam uma ampla gama de respostas adaptativas e são essenciais para a capacidade de adaptação das plantas aos estresses abióticos. A biossíntese do ABA está entre as respostas mais rápidas de plantas ao estresse abiótico. As concentrações de ABA nas folhas podem aumentar até 50 vezes sob condições de seca — a mudança de concentração mais drástica registrada para qualquer hormônio em resposta a um sinal ambiental. A redistribuição ou a biossíntese do ABA é muito eficaz no fechamento estomático, e sua acumulação em folhas estressadas exerce um importante papel na redução da perda de água pela transpiração sob condições de estresse hídrico (ver Figura 24.24). As elevações na umidade reduzem os níveis de

ABA pelo aumento da decomposição desse hormônio, permitindo, assim, a reabertura estomática. Mutantes na biossíntese de ABA ou mutantes de resposta são incapazes de fechar seus estômatos sob condições de seca, sendo chamados de mutantes wilty. Muitos genes associados à biossíntese de ABA, assim como genes codificadores de receptores de ABA e componentes de sinalização a jusante, têm sido identificados (ver Capítulo 15 e Apêndice 3 na internet). O ABA também desempenha papéis importantes na adaptação de plantas às temperaturas baixas e ao estresse salino. O estresse pelo frio induz a síntese de ABA, e a aplicação exógena desse hormônio melhora a tolerância das plantas ao frio. Outro hormônio vegetal que exerce um papel fundamental na aclimatação a diversos estresses abióticos é a citocinina. A citocinina e o ABA têm efeitos antagônicos na abertura estomática, na transpiração e na fotossínte

Estresses abióticos Temperatura não ideal Estresses Suprimento de água não ideal Intensidade luminosa não ideal Composição do solo não ideal Restrições mecânicas Mudanças na expressão gênica Grupos acetil Histona Transcrição Mudanças epigenéticas Modificação nas caudas de histonas Metilação do DNA Padrões de herança possíveis Herança variável de fenótipo novo Figura 24.15 Mudanças na expressão gênica induzidas por estresse podem ser mediadas por modificação de proteínas/lipídeos/ ácidos nucleicos, mensageiros secundários ou hormônios (p. ex., ácido abscísico, ácido salicílico, ácido jasmônico e etileno). As mudanças na transcrição ou fatores de estresse podem afetar a cromatina via metilação do DNA, modificações nas caudas de histonas, substituições de variantes de histonas ou perda de nucleossomo se. A seca resulta no decréscimo dos níveis de citocinina e no aumento dos níveis de ABA. Embora o ABA seja normalmente requerido para o fechamento estomático, impedindo a perda excessiva de água, as condições de estresse pela seca podem também inibir a fotossíntese e provocar senescência foliar prematura. As citocininas parecem ser capazes de atenuar os efeitos da seca. Conforme mostra a Figura 24.16, as plantas transgênicas que superexpressam IPT, o gene que codifica a enzima isopentenil transferase Toda descendência herda fenótipo novo Estresses bióticos Ataque de patógenos Herbívoros e parasitas Competição Falta de parceiros simbiontes Variantes de histonas Cromatina condensada Fenótipo original Cromatina descondensada Fenótipo novo Nenhuma descendência herda fenótipo novo e descondensação da cromatina. Essas mudanças são reversíveis e podem modificar o metabolismo ou a morfologia da planta sob condições de estresse. Geralmente, os novos genótipos não são transmitidos à progênie; no entanto, mudanças associadas à cromatina são potencialmente herdáveis e poderiam resultar em manutenção uniforme de novas características e diversidade epigenética. (De Gutzat e Mittelsten-Scheid, 2012.) (enzima que catalisa a etapa limitante da taxa de síntese da citocinina), exibem aumento da tolerância à seca, em comparação com plantas do tipo selvagem. Portanto, as citocininas são capazes de proteger os processos bioquímicos associados à fotossíntese e retardar a senescência durante o estresse pela seca. Além do ABA e da citocinina, ácido giberélico, auxina, ácido salicílico, etileno, ácido

jasmônico e brassinosteroides também exercem papéis importantes na resposta das plan

(A) Tipo selvagem iê À qo E Figura 24.16 Efeitos da seca em indivíduos de tabaco, transgênicos e do tipo selvagem, expressando isopentenil transferase (uma enzima-chave na produção de citocinina) sob o controle de Pcar (promoter region of Senescence-Associated Receptor Kinase, retas ao estresse abiótico. A ampla sobreposição nos diversos conjuntos de genes regulados por hormônios sustenta a existência de complexas redes com interferência significante entre as diferentes rotas de sinalização de hormônios. A ação hormonal sinérgica ou antagônica e a coordenação e a regulação mútua de rotas biossintéticas de hormônios são de grande importância para a capacidade das plantas de aclimatar-se às condições de estresse abiótico. A auxina, por exemplo, pode exercer papéis cruciais na aclimatação de plantas às condições de seca. O gene TLD1, que codifica uma ácido indol-3-acético (ALA) -amido sintetase, induz a expressão de genes codificadores das proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA, late embryogenesis abundant) que se acumulam durante a maturação de sementes (ver Capítulo 21) e que estão também correlacionados com o aumento da tolerância à seca no arroz. O ABA produzido pela seca ou por estresse salino ativa proteases que degradam o transportador de auxina ABCB4 que regula o alongamento de pelos da raiz. A expressão de vários genes vinculados com a síntese de auxina, transportadores de auxina (PIN1, PIN2, PIN4, AUX1) e fatores de transcrição responsivos à auxina (ARF2, ARF19) demonstrou ser regulada pelo etileno. Inversamente, os níveis celulares de auxina influenciam de maneira considerável a biossíntese do etileno. Vários genes codificadores de ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) -sintetase, a etapa limitante da taxa da biossíntese do etileno, são regulados pela auxina. Ácido giberélico e brassinosteroides são dois hormônios promotores do crescimento que regulam muitos dos mesmos processos fisiológicos e podem ligar a regulação do crescimento às respostas ao estresse abiótico. Além disso, as deficiências de qualquer um dos hormônios, ou a insensibilidade a qualquer um deles, Capítulo 24 e Estresse Abiótico 747 (B) PosgciilPT SARK"* gião promotora do receptor quinase associado à senescência), um promotor da maturação e induzido pelo estresse. A figura apresenta indivíduos do tipo selvagem (A) e transgênicos (B), após 15 dias de seca, seguidos de 7 dias de reidratação. (Cortesia de E. Blumwald.)

resultam em fenótipos similares, como nanismo, germinação de sementes reduzida e retardo do florescimento. Embora o ácido giberélico e os brassinosteroides sejam conhecidos por atuar via mecanismos diferentes, foram identificados numerosos genes regulados por esses hormônios, sugerindo uma sobreposição considerável em suas rotas de sinalização. No arroz, por exemplo, a proteína OsGSR1, um membro da família de genes estimulados pelo ácido giberélico, atua como um regulador positivo da resposta ao ácido giberélico e da biossíntese de brassinosteroides. A OsGSRI1, portanto, parece servir como um elo regulador entre as duas rotas hormonais, mediando suas interações. O ácido giberélico é conhecido também por interagir com o ácido salicílico. A aplicação de ácido giberélico a indivíduos de Arabidopsis provoca um aumento na expressão dos genes envolvidos na síntese e na atuação do ácido salicílico. Igualmente, ocorrem interações entre citocinina e brassinosteroides. Em plantas transgênicas expressando IPT sob o controle de um promotor específico para seca, a indução da biossíntese de citocinina pela seca resultou na regulação para cima (up-regulation) de genes associados à síntese e à regulação de brassinosteroides. Mecanismos fisiológicos e do desenvolvimento que protegem as plantas contra o estresse abiótico Até agora, neste capítulo, foram discutidos os diversos tipos de estresse abiótico, os mecanismos pelos quais as plantas são sensíveis ao estresse abiótico, as rotas de transdução de sinais que convertem sinais de estresse em expressão gênica alterada e o papel das interações hormonais nas redes de rotas genéticas resultantes. Nesta seção,

 são estudados os produtos dos trabalhos de todas essas redes genéticas — as alterações metabólicas, fisiológicas e anatômicas que são produzidas para se opor aos efeitos do estresse abiótico. O surgimento das primeiras plantas no ambiente terrestre ocorreu há mais de 500 milhões de anos. Portanto, elas tiveram um longo período de desenvolvimento de mecanismos para enfrentar os diversos tipos de estresse abiótico. Esses mecanismos abrangem as capacidades de acumular metabólitos e proteínas de proteção, bem como de regular crescimento, morfogênese, fotossíntese, transporte através da membrana, aberturas estomáticas e alocação de recursos. Os efeitos dessas e de outras mudanças servem para atingir a homeostase celular, de modo que o ciclo de vida da planta possa ser completado sob o novo regime ambiental. A seguir, são discutidos alguns dos principais mecanismos de aclimatação. Por acumulação de solutos, as plantas ajustam-se osmoticamente a solos secos O deslocamento através do continuum solo-planta-atmosfera só é possível se o potencial hídrico decrescer ao longo desse trajeto (ver Capítulos 3 e 4). Lembrar do Capítulo 3: Y = E + !%, onde Y = potencial hídrico, Y = potencial osmótico e Yp = potencial de pressão (turgor). Quando o potencial hídrico da rizosfera (o microambiente que envolve a raiz) decresce devido ao déficit hídrico ou à salinidade, as plantas continuam a absorver água desde que 'Y seja mais baixo (mais negativo) do na água do solo. Ajuste osmótico é a capacidade das células vegetais de acumular solutos e usá-los para baixar '/ durante períodos de estresse osmótico. O ajuste envolve um aumento líquido do conteúdo de solutos por célula, que independe das mudanças de volume resultantes da perda de água (Figura 24.17). O decréscimo de Pg; em geral é limitado a cerca de 0,2 a 0,8 MPa, exceto em plantas adaptadas a condições extremamente secas. Existem duas maneiras principais pelas quais o ajuste osmótico pode ocorrer, uma envolvendo o vacúolo e a outra o citosol. Uma planta pode absorver íons do solo ou transportar íons de outros órgãos da planta para a raiz, de modo que a concentração de solutos das células desse órgão aumenta. Por exemplo, o aumento da absorção e da acumuFigura 24.17 Ajustes de solutos durante o estresse osmótico. O potencial hídrico do citosol e do vacúolo deve ser levemente mais baixo que o do ambiente circundante, para manter um gradiente de potencial hídrico que

permita a absorção de água. (A) Célula com um potencial hídrico externo de —0,6 MPa. O equilíbrio é mantido no interior da célula pela acumulação de íons no vacúolo e no citosol. (B) Célula com um potencial hídrico externo de -0,8 MPa devido à salinidade, à seca ou a outros estresses por desidratação. A célula pode realizar o ajuste osmótico aumentando a concentração de solutos no vacúolo e no citosol. Os íons inorgânicos usados para o ajuste osmótico em geral são armazenados no vacúolo, onde não podem afetar processos metabólicos no citosol. O equilíbrio no citosol é mantido com solutos compatíveis (em geral não carregados), como prolina e glicina betaína. lação de potássio provocará decréscimos no '&,, devido ao efeito dos íons potássio na pressão osmótica dentro da célula. Essa resposta é comum em plantas crescendo em solos salinos, onde íons como potássio e cálcio estão prontamente disponíveis para elas. A absorção de K* e outros cátions deve ser eletricamente equilibrada pela absorção de ânions inorgânicos, como CI”, ou pela produção e acumulação vacuolar de ácidos orgânicos como o malato ou o citrato. No entanto, existe um problema potencial, quando íons são utilizados para diminuir 'Z,. Alguns íons, como sódio ou cloreto, em concentrações baixas são essenciais ao crescimento vegetal, mas concentrações mais altas podem ter um efeito nocivo sobre o metabolismo celular. Outros íons, como potássio, são necessários em quantidades maiores, mas em concentrações altas podem ter um efeito nocivo sobre a planta, em geral pela ruptura de membranas ou proteínas celulares. A acumulação de íons durante o ajuste osmótico é predominantemente restrita aos vacúolos, onde eles são impedidos de contato com enzimas citosólicas ou organelas. Por exemplo, muitas halófitas (plantas adaptadas à salinidade) usam a compartimentalização de Na” e CI para facilitar o ajuste osmótico que sustenta ou intensifica o crescimento em ambientes salinos. Quando a concentração iônica aumenta no vacúolo, outros solutos devem se acumular no citosol, a fim de manter o equilíbrio do potencial hídrico entre os dois compartimentos. Esses solutos são denominados solutos compatíveis (osmólitos compatíveis). Solutos compatí(A) Yexterno de -0,6 MPa Y do citosol de -0,8 MPa Y do vacúolo de -0,8 MPa (B) Y externo de -0,8 MPa Y do citosol de -0,9 MPa Glicina betaína K E Nat “cr cr Prolina K* kt kt kt aii (eli Nat clW do vacúolo de -0,9 MPa

Aminoácidos CH cada | Den, N Ai: H a COOH HOCH > Prolina Compostos quaternários de amônio (QACs) CHa Açúcares-alcoóis OH H OH OH A CH > 0H Polo o H OHH H Sorbitol Compostos terciários de sulfônio (TSCs) CHa | CHy—N* —CH;— C00" | CHy—S—CH;— CH;— C00” | CHa Glicina betaína 3-dimetil sulfônio propionato (DMSP) Figura 24.18 Quatro grupos de moléculas frequentemente servem como solutos compatíveis: aminoácidos, açúcares-alcoóis, compostos quaternários de amônio e compostos terciários de sulfônio. Observe que esses compostos são pequenos e não têm carga líquida. veis são compostos orgânicos osmoticamente ativos nas células, mas em concentrações altas não desestabilizam a membrana nem interferem no funcionamento enzimático, como o fazem os íons. As células vegetais toleram concentrações altas desses compostos, sem efeitos prejudiciais ao metabolismo. Os solutos compatíveis comuns incluem aminoácidos como a prolina, açúcares-alcoóis como o sorbitol e compostos quaternários de amônio como a glicina betaína (Figura 24.18). Alguns desses solutos, como a prolina, também parecem ter uma função osmoprotetora, protegendo as plantas de subprodutos tóxicos formados durante períodos de escassez de água e proporcionando uma fonte de carbono e nitrogênio para a célula quando as condições retornam ao normal. Cada família vegetal tende a usar um ou dois solutos compatíveis preferencialmente a outros. A síntese de solutos compatíveis necessita de energia, pois é um processo metabólico ativo. A quantidade de carbono utilizada para a síntese desses solutos orgânicos pode ser um tanto grande, razão pela qual tal síntese tende a reduzir a produtividade da cultura. Os órgãos submersos desenvolvem um aerênquima em resposta à hipoxia Agora, retorna-se aos mecanismos usados pelas plantas para suportar água em demasia. Na maioria das plantas de ambientes inundados, exemplificada pelo arroz, e em muitas plantas bem aclimatadas às condições úmidas, o caule e as raízes desenvolvem canais interconectados longitudinalmente, preenchidos de gases, que proporcionam uma rota de baixa resistência ao movimento do oxigênio e de outros gases. Os gases (ar) penetram pelos estômatos ou pelas lenticelas (regiões abertas da periderme que permitem o intercâmbio gasoso) localizadas em caules e raízes lenhosos; eles se deslocam por difusão molecular Capítulo 24 « Estresse Abiótico 749 ou por convecção impulsionada

por pequenos gradientes de pressão. Em muitas plantas adaptadas a terras úmidas (wetland; ambientes inundados), as células das raízes são separadas por espaços proeminentes preenchidos de gases, que formam um tecido denominado aerênquima. Essas células se desenvolvem nas raízes de plantas de terras úmidas, independentemente de estímulos ambientais. Em algumas monocotiledôneas e eudicotiledôneas não ocorrentes em terras úmidas, no entanto, a deficiência de O, induz a formação de aerênquima na base do caule e em raízes em desenvolvimento recente. Um exemplo de aerênquima induzido encontra-se no milho (Zea mays) (Figura 24.19). A hipoxia estimula a atividade de ACC-sintase e ACC-oxidase nos ápices de raízes do milho e provoca aceleração na produção de ACC e etileno. O etileno desencadeia a MCP e a desintegração de células no córtex da raiz. Os espaços anteriormente ocupados por essas células propiciam os vazios preenchidos de gases que facilitam o movimento de O,. A morte celular desencadeada pelo etileno é altamente seletiva; apenas algumas células têm o potencial de iniciar o programa de desenvolvimento que gera o aerênquima. Quando a formação de aerênquima é induzida, uma elevação na concentração citosólica de Ca?” é considerada parte da rota de transdução de sinal do etileno que leva à morte celular. Os sinais que elevam a concentração citosólica de Ca?* podem promover morte celular na ausência de hipoxia. Inversamente, os sinais que diminuem a concentração citosólica de Ca?! bloqueiam a morte celular em raízes hipóxicas que normalmente formariam aerênquima. Alguns tecidos podem tolerar condições anaeróbicas em solos alagados por um período prolongado (semanas ou meses) antes de desenvolver aerênquima. Podem ser citados como exemplos o embrião e o coleóptilo do arroz (Oryza sativa) e do capim-arroz (Echinochloa crus-galli var. oryzicola), bem como os rizomas (caules subterrâneos horizontais) do junco-gigante (Schoenoplectus lacustris), do junco-de-marisma (Scirpus maritimus) e da taboa-de-folha-estreita (Typha angustifolia). Esses rizomas podem sobreviver por vários meses e expandir suas folhas sob condições anaeróbicas. Na natureza, esses rizomas hibernam na lama anaeróbica das margens de lagos. Na primavera, com as folhas já expandidas acima da lama ou da superfície da água, através do aerênquima o O, difunde-se para baixo em direção ao rizoma. O metabolismo, então, passa de um processo anaeróbico (fermentativo) para um processo aeróbico, e as

raízes começam a crescer usando o oxigênio disponível. Da mesma maneira, durante a germinação do arroz irrigado e do capim-arroz, o coleóptilo emerge e torna-se uma rota de difusão de O, para as partes submersas da planta, incluindo as raízes. Embora o arroz seja uma espécie de terras úmidas, suas raízes são tão intolerantes à anoxia como o são as raízes do milho. À medida que a raiz penetra no solo deficiente de O,, a formação contínua de aerênquima subapical permite o movimento desse gás no interior da raiz para suprir a zona apical.

750 Unidade Ill e Crescimento e Desenvolvimento Figura 24.19 Imagens de cortes transversais de raízes de milho ao microscópio eletrônico de varredura (150x), mostrando mudanças na estrutura com o fornecimento de O,. (A) Raiz-controle suprida de ar com células corticais intactas. (B) Raiz deficiente de O,, cultivada em uma solução nutritiva sem aeração. Observe os Em raízes de arroz e de outras plantas típicas de terras úmidas, as barreiras estruturais compostas de paredes celulares suberizadas e lignificadas impedem a difusão do O, para fora, em direção ao solo. Assim, o O, retido supre o meristema apical e permite que o crescimento se estenda por 50 cm ou mais em direção ao solo anaeróbico. Por outro lado, as raízes de espécies de ambientes não úmidos, como o milho, permitem a saída do O,. O O, interno torna-se insuficiente para a respiração aeróbica nos ápices das raízes dessas plantas, e essa carência limita substancialmente a profundidade que esses órgãos podem alcançar no solo anaeróbico. Antioxidantes e rotas de inativação de espécies reativas de oxigênio protegem as células do estresse oxidativo As EROs acumulam-se nas células durante muitos tipos diferentes de estresses ambientais. Elas são destoxificadas por enzimas especializadas e antioxidantes, um processo referido como inativação de EROSs. Os antioxidantes biológicos são compostos orgânicos pequenos ou peptídeos pequenos que podem aceitar elétrons de EROs como superóxido ou H,O, e neutralizá-los. Os antioxidantes comuns em plantas abrangem o ascorbato hidrossolúvel (vitamina C) eotripeptídeo glutationa reduzida (GSH na forma reduzida, GSSG na forma oxidada), e a-tocoferol (vitamina E) e B-caroteno (vitamina A) lipossolúveis. Para manter um fornecimento adequado desses compostos no estado reduzido, as células dependem de diversas redutases, como glutationa-redutase, desidroascorbato-redutase e monodesidroasespaços proeminentes preenchidos de gases (gs, gas-filled spaces) no parênquima cortical (PC), formados pela degeneração de células. O estelo (todas as células internas à endoderme, En) e a epiderme (Ep) permanecem intactos. X, xilema. (Cortesia de J. L. Basge M. C. Drew.) corbato-redutase, que usam o poder redutor de NADH ou NADPH produzidos pela respiração ou fotossíntese. Algumas EROs podem reagir de maneira espontânea com antioxidantes celulares, e algumas são instáveis e apresentam decaimento antes de causar dano celular. Contudo, as plantas

desenvolveram várias enzimas antioxidativas diferentes que aumentam drasticamente a eficiência desses processos. Por exemplo, a superóxido dismutase é uma enzima que simultaneamente oxida e reduz o ânion superóxido para produzir peróxido de hidrogênio e oxigênio, de acordo com a reação: O,” +2 Hº > O, + H,O,. Variantes da superóxido-dismutase são encontradas em cloroplastos, peroxissomos, mitocôndrias, citosol e apoplasto. Formas diferentes de ascorbato peroxidase estão presentes nos mesmos compartimentos celulares como superóxido dismutase. A ascorbato-peroxidase catalisa a destruição de peróxido de hidrogênio, usando ácido ascórbico como um agente redutor na seguinte reação: 2 L-ascorbato + H,O0, + 2 Hº > 2 monodesidroascorbato + 2 H,O. A catalase catalisa a destoxificação de peróxido de hidrogênio em água e oxigênio, nos peroxissomos, de acordo com a reação: 2 HO, > 2 H,O + O,. Formas reduzidas de peroxirredoxinas (Prx) reduzem peróxido de hidrogênio e são, elas próprias, rerreduzidas por tiorredoxina (Trx), de acordo com as reações acopladas: Prx(reduzida) + H,O, > Prx(oxidada) + 2 HO e Prx(oxidada) + Trx(reduzida) — Prx(reduzida) + Trx(oxidada). Por fim, a glutationa peroxidase catalisa a destoxificação de peróxido de hidrogênio, usando gluta

Capítulo 24 e Estresse Abiótico | 751 só H,0 2H,20 2 E. 20, E Reação de Peroxirredoxina Mehler Catalase sH SH 2 0, Peroxirredoxina Tiorredoxina os |— 209 Superóxido dismutase > >» H50> > 2H,0 Ascorbato peroxidase 0; ——— | HOM" | H,0 Hos| AS N (E) Vitamina E e CH0H CH,0H carotenoides cui CHOM Reações redox de —> 10 (0) Ê 2 2 (6) (0) transporte de elétrons (o) (o) 2 GSH E DesidroasGlutationa conalto- Monodesidroascorbato redutase a uta so redutase ao Gs56 + CH,0H CHOH Figura 24.20 Rotas biossintéticas antioxidantes que regulam os e fo) Espontâneo níveis de espécies reativas de oxigênio (EROSs) na célula. A superó- y xido dismutase converte radicais superóxido em peróxido de hidro(0) (0) gênio (H,0,), que é decomposto em H,O e O, pela catalase. H,0, também pode ser reduzido a água pela ascorbato peroxidase; o íon hidroxila e o oxigênio singleto podem ser consumidos pela rota da glutationa, indicada pelo fundo colorido. (De Jones et al., 2013.) tiona reduzida (GSH) como um agente redutor: H,O, + 2 GSH > GSSG +2H,0. As enzimas e os antioxidantes de destoxificação de EROs funcionam nas células como uma rede sustentada por diversos sistemas de reciclagem de antioxidantes que reabastecem o nível de antioxidantes reduzidos (Figura 24.20). Essa rede de inativação de EROs mantém um nível seguro delas nas células, permitindo, ao mesmo tempo, que a célula as use para reações de transdução de sinal. Chaperonas moleculares e protetores moleculares protegem proteínas e membranas durante o estresse abiótico A estrutura proteica é sensível ao distúrbio por mudanças na temperatura, no pH ou na força iônica associadas com diferentes tipos de estresse abiótico. As plantas possuem vários mecanismos para limitar ou evitar esses problemas, incluindo ajuste osmótico para a manutenção da hidratação, bombas de prótons para manter a homeostase do pH e proteínas chaperonas moleculares. Estas interagem fisicamente com outras proteínas para facilitar o dobramento proteico, reduzir o dobramento errôneo, estabilizar Desidroascorbato a estrutura terciária e impedir a agregação ou a desagregação. Um conjunto único de chaperonas, chamadas de proteínas de choque térmico (HSPs, heat shock proteins), é sintetizado em resposta a diversos estresses ambientais. As células que sintetizam HSPs em resposta ao estresse pelo calor exibem melhora da tolerância térmica e podem tolerar exposições subsequentes a temperaturas mais altas que, de outro modo, seriam

letais. As HSPs são induzidas por condições ambientais muito diferentes, abrangendo déficit hídrico, lesão, temperatura baixa e salinidade. Dessa maneira, as células que sofreram um estresse podem adquirir proteção cruzada contra outro estresse. As HSPs foram descobertas na mosca-das-frutas (Drosophila melanogaster) e parecem ser ubíquas em plantas, animais, fungos e microrganismos. A resposta ao choque térmico parece ser mediada por uma ou mais rotas de transdução de sinal, uma das quais envolve um conjunto específico de fatores de transcrição, denominados fatores de choque térmico, que regulam a transcrição de mRNAs de HSP. Existem várias classes diferentes de HSPs, incluindo HSP70s que se ligam a proteínas com dobramento errôneo e as liberam, HSP60s que produzem complexos enormes em forma de barril, que são usados como câmaras para dobramento proteico, HSP101s que medeiam

desagregação de agregados proteicos, além de sHSPs e outras HSPs que ligam e estabilizam diferentes complexos e membranas (Figura 24.21). Várias outras proteínas que atuam de uma maneira semelhante na estabilização de proteínas e membranas durante a desidratação, os extremos de temperatura e o desequilíbrio iônico têm sido identificadas. Entre elas, está a família proteica LEA/DHN/ RASB. As proteínas LEA (Late Embriogenesis Abundant) acumulam-se em resposta à desidratação durante os estágios tardios da maturação das sementes. A maioria das proteínas LEA pertence a um grupo mais propagado de proteínas denominadas hidrofilinas. As hidrofilinas têm uma forte atração por água, dobram-se em q-hélices sob dessecação e possuem a capacidade de reduzir a agregação de proteínas sensíveis à desidratação, uma propriedade chamada de proteção molecular (molecular shielding). As DHNs (deidrinas, dehydrins) acumulam-se nos tecidos vegetais em resposta a uma diversidade de estresses abióticos, incluindo salinidade, desidratação, frio e estresse por congelamento. As DHNs, como as proteínas LEA, são proteínas altamente hidrofílicas e intrinsecamente desordenadas. Sua capacidade de servir como protetores moleculares e como criptoprotetores tem sido atribuída à sua flexibilidade e estrutura secundária mínima. Por serem com frequência induzidas pelo ABA, LEAs e DHNSs são às vezes referidas como RABs (responsivas ao ABA). 5! HSP101-X Figura 24.21 Rede de chaperonas moleculares nas células. As proteínas nascentes que requerem a assistência de chaperonas moleculares para atingir a conformação própria estão associadas às chaperonas HSP70 (parte superior). As proteínas nativas que passam por desnaturação durante o estresse (à direita) associam-se às chaperonas HSP70 Ê Desagregação | e HSP60 (parte inferior, à direita). Se forem formados agregados (parte central, à esquerda), eles são desagregados por HSP101 e HSP70 (à esquerda). Chaperonas adicionais relacionadas ao estresse, como HSP31, HSP33 e sHSPs, podem também se associar a proteínas desnaturadas durante o estresse. (De Baneyx e Mujacic, 2004.) normal Ribossomo Proteína nascente HSP70 Polo ii Ghesai CADP) As plantas podem alterar seus lipídeos de membrana em resposta à temperatura e a outros estresses abióticos À medida que as temperaturas caem, as membranas podem passar por uma fase de transição de uma

estrutura flexível líquida-cristalina para uma estrutura sólida de gel. A temperatura da fase de transição varia em função da composição lipídica das membranas. As plantas resistentes ao resfriamento tendem a ter membranas com mais ácidos graxos insaturados que aumentam sua fluidez, ao passo que as sensíveis ao resfriamento possuem uma porcentagem alta de cadeias de ácidos graxos saturados que tendem a solidificar em temperaturas baixas. Em geral, os ácidos graxos que não têm ligações duplas solidificam em temperaturas mais altas do que os lipídeos que contêm ácidos graxos poli-insaturados, porque os últimos têm dobras em suas cadeias de hidrocarbonetos e não se dispõem tão compactamente como os ácidos graxos saturados (Tabela 24.3; ver também Capítulo 1). e Dobramento ai AS Proteínas desnaturadas dá Síntese proteica Chaperona HSP70 EEE Proteínas agregadas Conformação normal Dobramento HsP33 HsP60 HsP31 Conformação sHSPs

Capítulo 24 e Estresse Abiótico 753 TABELA 24.3 Composição dos ácidos graxos de mitocôndrias isoladas de espécies resistentes e de espécies sensíveis ao resfriamento Peso percentual do conteúdo total de ácidos graxos Espécies resistentes ao resfriamento) Gema da Ácidos graxos principais" couve-flor Raiz do nabo Palmítico (16:0) 221),8) 19,0 Esteárico (18:0) 1,9 lil Oleico (18:1) 740) 112,2 Linoleico (18:2) 16,1 20,6 Linolênico (18:3) 49,4 44,9 Razão entre ácidos graxos insaturados e saturados 2 3,9 Fonte: De Lyons et al., 1964. Parte aérea Espécies sensíveis ao resfriamento Parte aérea Parte aérea da ervilha do feijoeiro Batata-doce do milho 17,8 24,0 24,9 pes 2,9 2 2,6 1,6 | 3,8 0,6 4,6 61,9 43,6 50,8 54,6 152 24,3 10,6 6,8 3,8 2,8 17! 2 "Entre parênteses, são mostrados o número de átomos de carbono na cadeia de ácidos graxos e o número de ligações duplas. A exposição prolongada a temperaturas extremas pode alterar a composição de lipídeos de membrana, o que é uma forma de aclimatação. Certas enzimas transmembrana podem alterar a saturação lipídica, mediante introdução de uma ou mais ligações duplas nos ácidos graxos. Por exemplo, durante a aclimatação ao frio, as atividades de enzimas dessaturases aumentam e a proporção de lipídeos insaturados sobe. Essa modificação abaixa a temperatura na qual os lipídeos de membrana começam uma mudança gradual de fase, passando de uma forma fluida para uma semicristalina. Isso permite que as membranas permaneçam fluidas sob temperaturas mais baixas, protegendo, assim, a planta contra danos do resfriamento. Inversamente, um grau maior de saturação dos ácidos graxos nos lipídeos de membrana torna as membranas menos fluidas. Certos mutantes de Arabidopsis têm atividade reduzida das dessaturases de ácidos graxos ômega 53. Esses mutantes mostram crescimento da termotolerância da fotossíntese, presumivelmente por causa do aumento do grau de saturação de lipídeos dos cloroplastos. Mecanismos de exclusão e de tolerância interna permitem que as plantas suportem íons tóxicos Dois mecanismos básicos são empregados pelas plantas para tolerar a presença de concentrações altas de íons tóxicos no ambiente, incluindo sódio (Na), arsênico (As), cádmio (Cd), cobre (Cu), níquel (Ni), zinco (Zn) e selênio (Se): exclusão e tolerância interna. A exclusão refere-se à capacidade de bloquear o ingresso de íons tóxicos na célula, impedindo, assim, que suas concentrações alcancem um nível de limiar tóxico. A tolerância

interna em geral envolve adaptações bioquímicas que capacitam a planta a tolerar, compartimentalizar ou quelar concentrações altas de íons potencialmente tóxicos. Glicófitas são plantas tolerantes ao sal que geralmente dependem de mecanismos de exclusão para se proteger de níveis moderados de salinidade no solo. Elas são capazes de tolerar níveis moderados de salinidade devido aos mecanismos na raiz que reduzem a absorção de íons potencialmente prejudiciais ou bombeiam de maneira ativa esses íons de volta ao solo. Os íons cálcio exercem um papel-chave na minimização da absorção de íons Na* do meio externo. Como um íon carregado, Na” tem uma permeabilidade muito baixa através da bicamada lipídica, mas pode atravessar a membrana plasmática por ambos os sistemas de transporte (de afinidade baixa e afinidade alta), muitos dos quais em geral transportam K* para dentro das células da raiz. O Ca?* externo em concentrações milimolares (concentração fisiológica normal de Ca?* no apoplasto) aumenta a seletividade dos transportadores de K* e minimize a absorção de Na. Diferentes transportadores de Na'-Hº do tipo antiporte na membrana plasmática e no tonoplasto também abaixam o nível citosólico do sódio, bombeando-o ativamente de volta ao apoplasto ou para dentro do vacúolo. A energia usada para acionar esses processos é fornecida por diferentes ATPases de bombeamento de Hº localizadas nessas membranas (Figura 24.22). Ao contrário das glicófitas, as halófitas podem tolerar níveis elevados de Na” na parte aérea, pois elas têm uma capacidade maior de sequestro vacuolar de íons em suas células foliares. Além disso, as halófitas parecem ter uma capacidade maior de restringir o ingresso líquido de Na” nas células foliares. Como consequência desse aumento da compartimentalização vacuolar e redução da absorção celular de Na” nas partes aéreas, as halófitas têm aumento de sua capacidade de sustentar um crescimento do fluxo de Na” das raízes para a corrente transpiratória. Um exemplo extremo de tolerância interna a íons tóxicos é a hiperacumulação de certos elementos-traço, que se verifica em um número limitado de espécies. As plantas hiperacumuladoras podem tolerar concentra

754 Unidade III e Crescimento e Desenvolvimento Citosol pH -7,0 Vacúolo pH -5,5 ções foliares de diversos elementos-traço — como arsênico, cádmio, níquel, zinco e selênio — de até 1% da massa seca de sua parte aérea (10 mg por grama de massa seca). A hiperacumulação é uma adaptação vegetal relativamente rara a íons potencialmente tóxicos. Essa adaptação requer mudanças genéticas herdáveis que acentuam a expressão dos transportadores iônicos envolvidos na absorção e na compartimentalização vacuolar desses íons. As fitoquelatinas e outros queladores contribuem para a tolerância interna de íons de metais tóxicos Quelação é a ligação de um íon dotado de pelo menos dois átomos ligantes com uma molécula quelante. As moléculas quelantes podem ter diferentes átomos disponíveis para ligação, como enxofre (S), nitrogênio (N) ou oxigênio (O), os quais têm afinidades distintas para os íons que quelam. Por envolvimento ao redor do íon que ela liga para formar um complexo, a molécula quelante cede o íon menos ativo quimicamente, reduzindo, assim, sua toxicidade potencial. O complexo, então, geralmente é translocado para outras partes da planta ou armazenado longe do citoplasma (tipicamente no vacúolo). O transporte por longa distância de Ei tiois de ligação pe x tão y-glutamato Cisteína y-glutamato Cisteína Glicina N J La Glutationa Figura 24.22 Transporte ativo primário e secundário. A ATPase de bombeamento de H* localizada na membrana plasmática (ATPase do tipo P) (1), bem como a ATPase de bombeamento de H* localizada no tonoplasto (ATPase do tipo V) (2), e a pirofosfatase (PPase) (3) são sistemas de transporte ativos primários que energizam a membrana plasmática e o tonoplasto, respectivamente. Mediante acoplamento da energia liberada pela hidrólise de ATP ou pirofosfato, essas bombas são capazes de transportar H* através da membrana plasmática ou do tonoplasto contra um gradiente eletroquímico. SOS1 e NHX1 — transportadores de H*-Na* do tipo antiporte — são sistemas de transporte ativos secundários que acoplam o transporte de Na* contra seu gradiente eletroquímico com o de H* abaixo de seu gradiente eletroquímico. SOS1 transporta Na* para fora da célula, enquanto NHX1 transporta Na* para dentro do vacúolo. íons quelados — das raízes para as partes aéreas — é também um processo crucial para a hiperacumulação de metais em tecidos da parte aérea. Tanto a nicotianamina (quelador de ferro) quanto a histidina livre (aminoácido) têm sido envolvidas

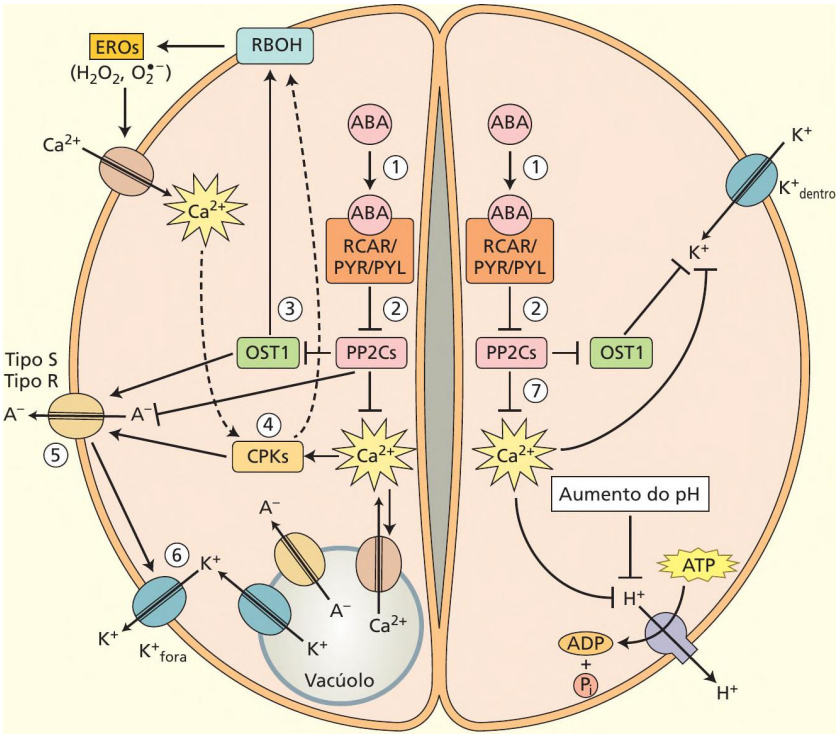
na quelação de metais durante esse processo de transporte. Além disso, as plantas sintetizam também outros ligantes para a quelação de íons, como as fitoquelatinas. As fitoquelatinas são tiois de baixo peso molecular que consistem nos aminoácidos glutamato, cisteína e glicina, com a forma geral de (y-Glu-Cys),Gly. Elas são sintetizadas pela enzima fitoquelatina sintase. Os grupos tiol atuam como ligantes para íons de elementos-traço tais como cádmio e arsênio (Figura 24.23). Uma vez formado, o complexo fitoquelatina-metal é transportado para o interior do vacúolo, para armazenamento. A síntese de fitoquelatinas tem sido demonstrada como necessária para a resistência ao cádmio e ao arsênio. Além da quelação, o transporte ativo de íons metálicos para dentro do vacúolo e para fora da célula também contribui para a tolerância interna ao metal. As plantas usam moléculas crioprotetoras e proteínas anticongelamento para impedir a formação de cristais de gelo Durante o congelamento rápido, o protoplasto, incluindo o vacúolo, pode super-resfriar; isso significa que a água celular pode permanecer líquida mesmo em temperaturas vários graus abaixo de seu ponto de congelamento teórico. O super-resfriamento é comum em muitas espécies das florestas de angiospermas arbóreas do sudeste do Canadá e do leste dos Estados Unidos. As células podem super-resfriar somente até cerca de —40ºC, temperatura na qual o gelo se forma espontaneamente. A formação espontânea de gelo estabelece o limite de temperatura baixa, no qual muitas espécies alpinas e subárticas passam por super-resfriamento profundo para poder sobreviver. Isso pode explicar também por que a altitude da linha das árvores Figura 24.23 Estrutura molecular da fitoquelatina, quelato de metais. A fitoquelatina usa o enxofre da cisteína para ligar-se a metais como cádmio, zinco e arsênico.

em faixas de montanhas está em torno da isoterma mínima de —40ºC. Várias proteínas vegetais especializadas, denominadas proteínas anticongelamento, limitam o crescimento de cristais de gelo, por meio de um mecanismo independente do abaixamento do ponto de congelamento da água. A síntese dessas proteínas é induzida pelas temperaturas baixas. As proteínas ligam-se às superfícies de cristais de gelo para impedir ou retardar o crescimento deles. Açúcares, polissacarídeos, solutos osmoprotetores, DHNSs e outras proteínas induzidas pelo frio também têm efeitos crioprotetores. A sinalização do ácido abscísico durante o estresse hídrico causa o grande efluxo de K* e ânions provenientes das células-guarda Conforme discutido anteriormente, os hormônios exercem um importante papel na sinalização em várias respostas de plantas ao estresse. Durante o estresse hídrico, o ABA aumenta de maneira acentuada nas folhas, o que leva ao fechamento estomático (Figura 24.24). Fisiologicamente, o fechamento é efetuado por uma redução na pressão de turgor que segue o grande efluxo de K* e ânions provenientes das células-guarda. A ativação de canais especializados de efluxo iônico na membrana plasmática é necessária para a ocorrência dessa perda de K* e ânions em grande escala a partir das células-guarda. Como o ABA realiza isso? Os canais de efluxo de K' na membrana plasmática possuem portões controlados por voltagem (ver Capítulo 6); ou seja, eles abrem somente se a membrana plasmática se tornar despolarizada. O ABA provoca despolarização da membrana por elevação do cálcio citosólico de duas maneiras: (1) pelo desencadeamento de uma entrada transitória de íons Ca” e (2) pela 10º promoção da liberação de Ca?* das reservas o internas, como o retículo endoplasmático e o Ee vacúolo. Como consequência, a concentração SE do cálcio citosólico sobe de 50 a 350 nM para -ê 1.100 nM (1,1 pM) (Figura 24.25). Após, esse s Rá aumento no cálcio citosólico abre os canais de = ânions ativados pelo cálcio na membrana plas- ig mática. A abertura prolongada de canais de 5 ânions permite que escapem da célula grandes o quantidades de CI e malato”, deslocando para E tá baixo seus gradientes eletroquímicos. Esse flu- os! xo para fora de íons CI e malato” despolariza E o : a membrana, desencadeando a abertura dos ,E canais de efluxo de K* com portões controla- ç dos por voltagem. Os níveis elevados de cálcio citosólico também causam o fechamento

dos canais de entrada de K*, reforçando o efeito da despolarização. Além do aumento do cálcio citosólico, o ABA causa a alcalinização do citosol de pH 7,7 para pH 7,9. Tem sido demonstrado que a elevação do pH citosólico estimula a abertura dos Capítulo 24 « Estresse Abiótico 755 E Retenção de água Fornecimento de água s I I [e 0-1 | [oo] I I = | I Ro) | S 08p | | o | | o I 2 16E á A Ed = d 1O potencial hídrico diminui à s | medida que o solo seca I E 70p 1 | A resistência “3 Tê estomática as | diminui 1 E, E 20 É | a a ê > Ú I — TO E a > E | Conteúdo; Ss g de ABA | 44 & E | 5 s | | 7 [= | — g 0 a | 0 g 0 2 4 6 8 oc Tempo (dias) Figura 24.24 Alterações no potencial hídrico, na resistência estomática (o inverso da condutância estomática) e no conteúdo de ABA na folha do milho, em resposta ao estresse hídrico. À medida que o solo seca, o potencial hídrico da folha diminui, e o conteúdo de ABA e a resistência estomática aumentam. A reidratação reverte o processo. (De Beardsell e Cohen, 1975.) canais de efluxo de K'. O ABA também inibe a atividade da Hº-ATPase na membrana plasmática, resultando adicionalmente na despolarização da membrana. A inibição Concentração do Ca?+ citosólico após a adição do ABA Controle Tamanho da abertura estomática 0 5 10 20 Tempo (min) Figura 24.25 Acompanhamento temporal do aumento da concentração do Ca?* citosólico induzido pelo ABA nas células-guarda (painel superior) e da abertura estomática induzida pelo ABA (painel inferior). O aumento do Ca?* começa cerca de 3 minutos após a adição de ABA, seguido por um decréscimo constante no tamanho da abertura estomática nos cinco minutos adicionais. (De McAinsh et al., 1990.)

ABA da bomba de prótons na membrana plasmática aparentemente é causada pela combinação da concentração elevada do Ca?* citosólico e a alcalinização do citosol. Durante o fechamento estomático, a área de superfície da membrana plasmática das células-guarda pode contrair-se em 50%. Para onde vai a membrana extra? Presume-se que ela seja absorvida como pequenas vesículas por endocitose — um processo que também envolve a reorganização do citoesqueleto de actina induzida pelo ABA e mediada por uma família de Rho GTPases vegetais, ou ROPs (de Rho GTPases em Plantas). A transdução de sinal nas células-guarda, com seus múltiplos estímulos sensoriais, envolve proteínas quinase e fosfatase. Por exemplo, as atividades das H'-ATPases que acionam o potencial de membrana das células-guarda são reduzidas por diversas proteínas quinase. As proteínas 1. O ácido abscísico (ABA) liga-se a seus receptores citosólicos (RCAR/PYR/PYL) (ver Capítulo 15). 2. Os receptores ligados ao ABA formam um complexo com proteínas fosfatase do tipo 2€ (PP2Cs), inibindo sua atividade. As PP2Cs representam um regulador negativo importante no interior da rede de sinalização. 3. A inibição da atividade das PP2Cs libera da inibição a quinase reguladora negativa OST1, resultando na fosforilação e na ativação de NADPH-oxidases (RBOHs). As RBOHSs catalisam a formação de espécies reativas de oxigênio (EROSs) apoplásticas como H,0 > e 05", que desencadeiam a abertura dos canais iônicos da membrana plasmática permeáveis ao Ca? + . O Ca? * penetra na célula. 4. A elevação do Ca?* citosólico resultante, aumentada pela liberação de Ca? + armazenado em organelas, incluindo o vacúolo, leva à ativação de proteínas quinase dependentes de cálcio (CPKs). As CPKs também ativam as proteínas RBOH, promovendo, além disso, o entrada de Ca2 + no citosol. 5. OST1 e CPKs fosforilam e, desse modo, ativam os canais de ânions na membrana plasmática, levando ao efluxo de ânions (A). Na ausência de ABA, esse processo Promoção do efluxo iônico fosfatase têm sido igualmente envolvidas na modificação de atividades específicas das H'-ATPases, provocando mudanças nas atividades de canais de ânions. Em vista desses resultados, parece que a fosforilação e a desfosforilação de proteínas desempenham um importante papel na rota de transdução de sinal do ABA nas células-guarda. Um modelo geral e simplificado da ação do ABA nas

células-guarda é apresentado na Figura 24.26. Figura 24.26 Modelo simplificado da sinalização do ABA em células-guarda. O efeito líquido é a perda de potássio (K*) e seu ânion (CI ou malato?) da célula. EROs, espécies reativas de oxigênio; CPK, proteína quinase dependente de Ca?*; OST1, proteína quinase da abertura estomátical (OPEN STOMATAL1); PP2C, proteína fosfatase 2C, de protein-phosphatase 2C; RBOH, homóloga da oxidase de queima respiratória, uma NADPH-oxidase. (De Benjamin Brandt e J. Schroeder, não publicado.) Inibição da entrada iônico Aumento do pH Vacúolo pode ser inibido diretamente pelas PP2Cs. Dois tipos de canais de ânions são ativados: lento (tipo S; S de slow) e rápido (tipo R; R de rapid). 6. O efluxo de ânions leva à despolarização da membrana plasmática, que aciona o efluxo de K+ via canais retificadores de saída de potássio (K*tora). A maior parte de A” e K* em uma célula vegetal é depositada no vacúolo e liberada para o citosol via canais de K* ativados por Ca?+ e transportadores da liberação de ânions presentes no tonoplasto. O efluxo de íons (A- e K*) reduz a pressão de turgor das células-guarda, resultando no fechamento estomático. 7. A inibição da PP2C pelo ABA e RCAR/PYR/PYL também leva à inibição de canais da membrana plasmática que medeiam a acumulação de íons durante a abertura estomática, como H*-ATPases e canais retificadores de entrada de K* (K*qentro): DO contrário, esses canais neutralizariam os efeitos do efluxo de íons que promove o fechamento.


EROs
(H_2O_2, $O_2^{\bullet -}$)
RBOH
Ca^{2+}
Ca^{2+}
ABA
1
ABA
RCAR/
PYR/PYL
2
PP2Cs
3
OST1
Tipo S
Tipo R
A^-
A^-
5
4
CPKs
Ca^{2+}
A^-
6
K^+
K^+
K^+_{fora}
A^-
K^+
Ca^{2+}
Vacúolo
ABA
1
ABA
RCAR/
PYR/PYL
2
PP2Cs
OST1
7
Ca^{2+}
K^+
K^+_{dentro}
K^+
Aumento do pH
H^+
ATP
ADP
+
P_i
H^+

As plantas podem alterar sua morfologia em resposta ao estresse abiótico Em resposta ao estresse abiótico, as plantas podem ativar programas de desenvolvimento que alteram seu fenótipo, um fenômeno conhecido como plasticidade fenotípica. Essa plasticidade pode resultar em mudanças anatômicas adaptativas que capacitam as plantas a evitar alguns dos efeitos prejudiciais do estresse abiótico. Um exemplo importante de plasticidade fenotípica é a capacidade de alterar a forma foliar. Como coletores solares biológicos, as folhas devem ser expostas à luz solar e ao ar, o que as torna vulneráveis aos extremos ambientais. Assim, as plantas desenvolveram a capacidade de modificar a morfologia foliar de modo a permitir-lhes evitar ou mitigar os efeitos de extremos abióticos. Tais mecanismos incluem mudanças na área foliar, orientação foliar, enrolamento foliar, tricomas e cutículas cerosas, conforme a descrição geral a seguir. ÁREA FOLIAR As folhas grandes e planas proporcionam superfícies ótimas para a produção de fotossintatos. Porém, elas podem ser prejudiciais ao crescimento e à sobrevivência de culturas agrícolas sob condições estressantes, pois expõem uma ampla área de superfície para a evaporação de água, que pode levar ao rápido esgotamento da água do solo, ou absorção excessiva e danosa de energia solar. As plantas podem reduzir sua área foliar por diminuição da divisão e expansão das células foliares, alteração (A) (C) Bem hidratada Estresse hídrico moderado Capítulo 24 « Estresse Abiótico | 757 das formas foliares (Figura 24.27A) e iniciação da senescência e abscisão das folhas (Figura 24.27B). Esse fenômeno pode conduzir a certos tipos de heterofilia, como em plantas aquáticas (Ensaio 24.1 na internet). Figura 24.27 Alterações morfológicas em resposta ao estresse abiótico. (A) A alteração da forma da folha pode ocorrer em resposta a mudanças ambientais. A folha de carvalho (Quercus sp.) à esquerda provém da parte externa do dossel, onde as temperaturas são mais altas que no seu interior. A folha à direita provém do interior do dossel. A forma profundamente lobada à esquerda resulta em uma camada limítrofe mais baixa, que permite um melhor resfriamento evaporativo. (B) As folhas do algodoeiro (Gossypium hirsutum) jovem caem em resposta ao estresse hídrico. As plantas à esquerda foram hidratadas durante todo o experimento; as do centro e à direita foram submetidas a estresses moderado e severo, respec tivamente, antes de serem novamente

hidratadas. Apenas um tufo de folhas é mantido nos topos dos caules das plantas severamente estressadas. (C) Movimentos foliares na soja, em resposta ao estresse osmótico. Orientação dos folíolos de indivíduos da soja (Glycine max) em situação bem hidratada (não estressada), durante estresse hídrico moderado e durante estresse hídrico severo. Os movimentos foliares amplos induzidos pelo estresse moderado são completamente diferentes da murcha, que ocorre durante o estresse severo. Observe que, durante o estresse moderado, o folíolo terminal ficou erguido, ao passo que os laterais se orientam para baixo; a folha fica quase vertical. (A, fotografia de David Mclntyre; B cortesia de B. L. McMichael; C cortesia de D. M. Oosterhuis.) Estresse hídrico severo

ORIENTAÇÃO FOLIAR Para proteção contra o superaquecimento durante o déficit hídrico, as folhas de algumas espécies podem se orientar afastando-se do sol; essas folhas são denominadas para-heliotrópicas. As folhas que obtêm energia se orientando perpendicularmente à luz solar são referidas como dia-heliotrópicas. Outros fatores que podem alterar a interceptação da radiação são a murcha e o enrolamento foliar. A murcha altera o ângulo da folha, e o enrolamento foliar minimiza o perfil de tecido exposto ao sol (Figura 24.270). TRICOMAS Muitas folhas e caules possuem células epidérmicas semelhantes a pelos, chamadas de tricomas. Os tricomas podem ser efêmeros ou persistir por toda a vida do órgão. Alguns tricomas persistentes permanecem vivos, enquanto outros passam por MCP, restando apenas suas paredes celulares. Os estômatos densamente dispostos em uma superfície foliar mantêm as folhas mais frias pela reflexão da radiação. As folhas de algumas espécies exibem aparência branco-prateada porque os tricomas densamente dispostos refletem uma grande quantidade de luz. Entretanto, as folhas pubescentes estão em desvantagem nos meses mais frios de primavera, pois os tricomas também refletem a luz visível necessária para a fotossíntese. CUTÍCULA A cutícula é uma estrutura multiestratificada de ceras e hidrocarbonetos relacionados, depositados nas paredes celulares externas da epiderme foliar. Como os tricomas, a cutícula pode refletir luz, reduzindo, assim, a carga de calor. A cutícula parece também restringir a difusão de água e gases, bem como a penetração de patógenos. Uma resposta do desenvolvimento ao déficit de água em algumas plantas é a produção de uma cutícula espessa, que diminui a transpiração. RAZÃO RAIZ:PARTE AÉREA A razão entre as biomassas da raiz e da parte aérea é outro exemplo importante de plasticidade fenotípica. A razão raiz:parte aérea parece ser governada por um equilíbrio funcional entre a absorção de água pela raiz e a fotossíntese pela parte aérea. No conjunto de limites estabelecidos pelo potencial genético da planta, uma parte aérea tende a crescer até que a absorção de água pelas raízes se torne limitante ao crescimento; inversamente, as raízes tendem a crescer até que sua demanda por fotossintatos oriundos da parte aérea exceda o fornecimento. Esse equilíbrio funcional é deslocado se o fornecimento de água diminuir. Quando a água para a parte aérea

se torna limitante, a expansão foliar é reduzida antes que a atividade fotossintética seja afetada (ver Figura 24.5). A inibição da expansão foliar reduz o consumo de carbono e energia, e uma maior proporção de assimilados da planta pode ser alocada para o sistema subterrâneo, onde podem sustentar a continuidade do crescimento das raízes (Figura 24.28). Esse crescimento das raízes é sensível ao status hídrico do microambiente do solo; os ápices das raízes em solo seco perdem turgor, Figura 24.28 Efeito do estresse salino na razão entre raiz e parte aérea do tomateiro. (De Sánchez-Calderón et al., 2014.) enquanto as raízes nas zonas do solo ainda úmidas continuam a crescer. O ABA desempenha um papel importante na regulação da razão raiz:parte aérea durante o estresse hídrico. Como mostra a Figura 24.29, a razão entre as biomassas da raiz e da parte aérea aumenta, permitindo que as raízes cresçam às expensas das folhas. Os mutantes deficientes de ABA, no entanto, são incapazes de alterar sua razão raiz:parte aérea em resposta ao estresse hídrico. Portanto, o ABA é necessário para que ocorra a mudança na razão raiz:parte aérea. 5,0 m Condições de estresse hídrico (W baixo) 4,0 Es) o o 230 k 7 g Tipo selvagem N (+ ABA) s o 20H N E Mutante deficiente de ABA 14,0 E o e l I l] 0 15 30 45 60 Horas após o transplante Figura 24.29 Sob condições de estresse hídrico (WY baixo, definido diferentemente para parte aérea e raiz), a razão entre o crescimento da raiz e o da parte aérea é muito mais alta quando o ABA está presente (i.e., no tipo selvagem) do que quando inexiste ABA (no mutante). (De Saab et. al., 1990.)

Alterações metabólicas capacitam as plantas para enfrentar diversos estresses abióticos As alterações no ambiente podem estimular conversões nas rotas metabólicas que reduzem o efeito do estresse sobre o metabolismo vegetal. Por exemplo, durante o estresse anaeróbico causado pela inundação, as raízes fermentam piruvato a lactato pela ação da lactato desidrogenase (ver Figura 12.3). A produção de lactato (ácido láctico) abaixa o pH intracelular, inibindo a lactato desidrogenase e ativando a piruvato descarboxilase. Essas mudanças na atividade enzimática rapidamente levam a uma mudança da produção de lactato para etanol (ver Figura 12.3). O rendimento líquido de ATP na fermentação é de apenas 2 moles de ATP por mol de açúcar hexose catabolizado (em comparação com 36 moles de ATP por mol de hexose respirada na respiração aeróbica) e, por isso, é inadequado para sustentar o crescimento normal das raízes. Entretanto, ele é suficiente para manter vivas as células das raízes durante a inundação temporária ou até que se forme o aerênquima em plantas adaptadas à inundação prolongada. Algumas espécies possuem adaptações metabólicas, como a fotossíntese C, e o metabolismo ácido das crassuláceas, que lhes permitem explorar ambientes mais áridos (ver Capítulos 8 e 9). O metabolismo ácido das crassuláceas (CAM, crassulacean acid metabolism) é uma adaptação em que os estômatos abrem à noite e fecham durante o dia. A diferença de pressão de vapor da folha para o ar, que aciona a transpiração durante o dia, é bastante reduzida durante a noite, quando a folha e o ar esfriam. Como consequência, as eficiências no uso da água de plantas CAM estão entre as mais altas. Uma planta CAM pode adquirir 1 g de matéria seca por apenas 125 g de água utilizada — uma razão que é 3 a 5 vezes maior que a de uma planta C, típica. O padrão CAM prevalece em plantas suculentas, como os cactos. Algumas espécies suculentas exibem CAM facultativo, mudando para CAM quando sujeitas a déficits hídricos ou condições salinas. Essa alteração no metabolismo — que envolve a síntese das enzimas fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilase, piruvato-ortofosfato diquinase (piruvato-fosfato diquinase) e enzima NADP-málica, entre outras — é uma adaptação notável que permite à planta se aclimatar a essas condições. Conforme discutido nos Capítulos 8 e 9, o CAM envolve muitos atributos estruturais, fisiológicos e bioquímicos, incluindo alterações nos padrões de carboxilação e descarboxilação, o

transporte de grandes quantidades de malato para dentro e para fora dos vacúolos ea inversão da periodicidade dos movimentos estomáticos. O processo de recuperação do estresse pode ser perigoso para a planta e requer um ajuste coordenado de metabolismo e fisiologia vegetais Uma vez aclimatada a um conjunto de condições ambientais de estresse, uma planta alcança um estado de homeostase metabólica que lhe permite crescer otimamente sob essas condições. Contudo, quando o estresse é retirado, Capítulo 24 « Estresse Abiótico 759 por exemplo, por reidratação no caso de uma planta submetida à seca, ela deve alterar seu metabolismo de volta ao novo conjunto de condições (sem estresse). Em algumas ocasiões, quando, por exemplo, a planta necessita mudar de um ambiente anaeróbico altamente reduzido para condições aeróbicas oxidadas durante a atenuação do estresse por inundação, a mudança metabólica pode ser muito perigosa para ela, pois níveis elevados de EROs podem se formar e danificar as células. A recuperação do estresse, portanto, é um processo tão sincronizado quanto a aclimatação ao estresse. A planta deve remover e reciclar todos os mRNAs, proteínas, substâncias químicas protetoras e compostos desnecessários que se acumularam nas células durante o processo de aclimatação e pelo período de estresse. Além disso, a planta precisa modificar seu fluxo energético metabólico, para se preparar para as novas condições e se ajustar a elas. A reativação de certas atividades, como fotossíntese, respiração e biossíntese de lipídeos, pode exigir um processo delicado e sincronizado, pois é possível que essas rotas produzam níveis elevados de EROs, e as vias de inativação de EROs que protegem a planta deveriam estar a postos antes que as rotas estejam funcionando plenamente. Embora do ponto de vista energético seja melhor remover e reciclar todos os mecanismos de resposta quando o estresse abranda, algumas espécies mantêm uma “prontidão” para opor-se à recorrência do estresse; essas espécies preservam ativos certos mecanismos reguladores de resposta, hormônios ou modificações epigenéticas, mesmo após o abrandamento do estresse. Esse processo frequentemente é referido metaforicamente como memória, pois a planta parece “lembrar” do estresse, mesmo muito depois que ele tenha terminado; a planta responderá muito mais rápido à recorrência do estresse, em comparação com a primeira vez que o enfrentou. O desenvolvimento de culturas vegetais com aumento da tolerância às

condições de estresse abiótico é uma meta importante da pesquisa agrícola Uma meta importante do estudo de respostas aos estresses em plantas é desenvolver culturas com aumento da tolerância às condições de estresse biótico e abiótico. Tais culturas diminuiriam a perda no rendimento associada ao estresse ambiental e evitariam prejuízos anuais de bilhões de dólares à produção agrícola. O dogma central da pesquisa sobre estresse abiótico em espécies vegetais é estudar como elas utilizam mecanismos sensores e se aclimatam a essas condições; o próximo passo é usar esse conhecimento para desenvolver plantas (incluindo as de interesse agrícola) com maior tolerância a esses estresses. As estratégias para o uso de genes selecionados para melhorar a tolerância a estresses abióticos em plantas contemplam as abordagens de ganho e perda de função que se destinam a genes específicos em níveis diferentes. Esses genes podem codificar enzimas ou

proteínas reguladoras, como fatores de transcrição ou proteínas quinase ativadas por mitógeno. Promotores específicos de tecidos, constitutivos ou induzíveis por estresse têm sido utilizados para expressar os genes selecionados, a fim de alcançar eficiência máxima na proteção ao estresse com o mínimo possível de efeitos negativos sobre o crescimento e a produtividade. Conforme já descrito, a disponibilidade da tecnologia da transcriptômica possibilitou a identificação de várias redes transcricionais diferentes de resposta ao estresse. Esses estudos identificaram vários fatores de transcrição que podem ativar múltiplas rotas de aclimatação de plantas, além de fornecer a elas proteção contra condições de estresse abiótico no laboratório. Todavia, até agora se demonstrou que somente alguns desses genes atuam sob condições de campo. A análise dos loci de caracteres quantitativos (QTL, quantitative trait loci) e a reprodução tradicional também têm comprovado sua grande utilidade para a identificação de genes responsáveis pela tolerância a estresses abióticos em culturas agrícolas. Em combinação com a engenharia genética, esses métodos resultaram na identificação e no uso bem-sucedido de genes responsáveis pela tolerância à salinidade no trigo e no arroz, estresse por boro e alumínio no trigo, no sorgo e na cevada, além do estresse anaeróbico no arroz. RESUMO Os mecanismos sensores das plantas detectam mudanças em seu ambiente e respondem a elas por meio de rotas dedicadas às respostas aos estresses. Essas rotas abrangem redes gênicas, proteínas reguladoras e intermediários de sinalização, bem como proteínas, enzimas e moléculas que atuam na proteção das células aos efeitos tóxicos do estresse abiótico. Juntos, esses mecanismos antiestresse capacitam as plantas a aclimatarem-se ou adaptarem-se a estresses como seca, calor, frio, salinidade e suas combinações possíveis. Uma meta importante da pesquisa é utilizar alguns desses mecanismos de aclimatação ou adaptação para a proteção de culturas agrícolas sob condições climáticas adversas que poderão resultar do aquecimento global. Definição de estresse vegetal e O estresse em geral pode ser definido como qualquer condição ambiental que impede a planta de atingir seu potencial genético pleno sob condições de crescimento ideais. e As respostas vegetais ao estresse abiótico envolvem conflitos (trade-offs) entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo, que podem diferir

dependendo de a planta ser anual ou perene. Aclimatação e adaptação e A adaptação é caracterizada por mudanças genéticas em uma população inteira que foram fixadas por seleção natural durante muitas gerações. * A aclimatação é o processo pelo qual as plantas individuais respondem a mudanças periódicas no ambiente mediante alteração direta de sua morfologia ou fisiologia. As mudanças fisiológicas associadas com a aclimatação não requerem modificações genéticas e muitas são reversíveis. * O estresse pode ser definido como qualquer condição que impede a planta de alcançar o crescimento e o potencial reprodutivo máximos (Figuras 24.1, 24.2). e Durante o ajuste fisiológico ao estresse abiótico ocorrem conflitos entre os desenvolvimentos vegetativo e reprodutivo. Fatores ambientais e seus impactos biológicos nas plantas e Os estresses ambientais podem transtornar o metabolismo vegetal através de diversos mecanismos, a maioria dos quais resulta na acumulação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Figuras 24.3, 24.4). A desidratação celular leva a decréscimo da pressão de turgor, aumento da toxicidade iônica e inibição da fotossíntese (Figura 24.5, Tabela 24.1). O estresse salino provoca desnaturação proteica e desestabilização de membranas, que reduzem o crescimento vegetal acima do solo e inibem a fotossíntese (Tabela 24.1). O estresse luminoso ocorre quando as plantas recebem mais luz solar do que conseguem usar fotossinteticamente (Tabela 24.1). O estresse térmico afeta a estabilidade proteica, as reações enzimáticas, a fluidez das membranas e as estruturas secundárias de RNA e DNA (Tabela 24.1). O solo inundado sofre esgotamento de oxigênio, levando ao estresse anaeróbico para a raiz (Tabela 24.1). O estresse pelo congelamento, como o estresse pela seca, provoca desidratação celular (Tabela 24.1). Os metais pesados podem substituir outros metais essenciais e romper reações fundamentais (Tabela 24.1). A indisponibilidade de nutrientes minerais reprime o crescimento e o desenvolvimento da planta. O ozônio e a luz ultravioleta induzem a formação de EROs, que, por sua vez, induzem a produção de lesões foliares e a morte celular programada. Combinações de estresses abióticos podem ter efeitos na fisiologia e na produtividade das plantas que são diferentes dos efeitos dos estresses individuais (Figuras 24.6, 24.7). e As plantas podem conquistar proteção cruzada, quando expostas sequencialmente a diferentes estresses abióticos. Mecanismos sensores de estresse em plantas e As plantas empregam mecanismos

físicos, biofísicos, metabólicos, bioquímicos e epigenéticos para detectar estresses e ativar rotas de resposta (Figura 24.8).

RESUMO

Os mecanismos sensores das plantas detectam mudanças em seu ambiente e respondem a elas por meio de rotas dedicadas às respostas aos estresses. Essas rotas abrangem redes gênicas, proteínas reguladoras e intermediários de sinalização, bem como proteínas, enzimas e moléculas que atuam na proteção das células aos efeitos tóxicos do estresse abiótico. Juntos, esses mecanismos antiestresse capacitam as plantas a aclimatarem-se ou adaptarem-se a estresses como seca, calor, frio, salinidade e suas combinações possíveis. Uma meta importante da pesquisa é utilizar alguns desses mecanismos de aclimatação ou adaptação para a proteção de culturas agrícolas sob condições climáticas adversas que poderão resultar do aquecimento global.

Definição de estresse vegetal

- O estresse em geral pode ser definido como qualquer condição ambiental que impede a planta de atingir seu potencial genético pleno sob condições de crescimento ideais.
- As respostas vegetais ao estresse abiótico envolvem conflitos (*trade-offs*) entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo, que podem diferir dependendo de a planta ser anual ou perene.

Aclimatação e adaptação

- A adaptação é caracterizada por mudanças genéticas em uma população inteira que foram fixadas por seleção natural durante muitas gerações.
- A aclimatação é o processo pelo qual as plantas individuais respondem a mudanças periódicas no ambiente mediante alteração direta de sua morfologia ou fisiologia. As mudanças fisiológicas associadas com a aclimatação não requerem modificações genéticas e muitas são reversíveis.
- O estresse pode ser definido como qualquer condição que impede a planta de alcançar o crescimento e o potencial reprodutivo máximos (**Figuras 24.1, 24.2**).
- Durante o ajuste fisiológico ao estresse abiótico ocorrem conflitos entre os desenvolvimentos vegetativo e reprodutivo.

Fatores ambientais e seus impactos biológicos nas plantas

- Os estresses ambientais podem transtornar o metabolismo vegetal através de diversos mecanismos, a maioria dos quais resulta na acumulação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (**Figuras 24.3, 24.4**).
- A desidratação celular leva a decréscimo da pressão de turgor, aumento da toxicidade iônica e inibição da fotossíntese (**Figura 24.5, Tabela 24.1**).
- O estresse salino provoca desnaturação proteica e desestabilização de membranas, que reduzem o crescimento vegetal acima do solo e inibem a fotossíntese (**Tabela 24.1**).
- O estresse luminoso ocorre quando as plantas recebem mais luz solar do que conseguem usar fotossinteticamente (**Tabela 24.1**).
- O estresse térmico afeta a estabilidade proteica, as reações enzimáticas, a fluidez das membranas e as estruturas secundárias de RNA e DNA (**Tabela 24.1**).
- O solo inundado sofre esgotamento de oxigênio, levando ao estresse anaeróbico para a raiz (**Tabela 24.1**).
- O estresse pelo congelamento, como o estresse pela seca, provoca desidratação celular (**Tabela 24.1**).
- Os metais pesados podem substituir outros metais essenciais e romper reações fundamentais (**Tabela 24.1**).
- A indisponibilidade de nutrientes minerais reprime o crescimento e o desenvolvimento da planta.
- O ozônio e a luz ultravioleta induzem a formação de EROs, que, por sua vez, induzem a produção de lesões foliares e a morte celular programada.
- Combinações de estresses abióticos podem ter efeitos na fisiologia e na produtividade das plantas que são diferentes dos efeitos dos estresses individuais (**Figuras 24.6, 24.7**).
- As plantas podem conquistar proteção cruzada, quando expostas sequencialmente a diferentes estresses abióticos.

Mecanismos sensores de estresse em plantas

- As plantas empregam mecanismos físicos, biofísicos, metabólicos, bioquímicos e epigenéticos para detectar estresses e ativar rotas de resposta (**Figura 24.8**).

Rotas de sinalização ativadas em resposta ao estresse abiótico e Muitas rotas de resposta ao estresse compartilham intermediários da sinalização, permitindo que elas sejam integradas (Figuras 24.9-24.12). e Os regulons ativam simultaneamente rotas específicas de resposta ao estresse e suprimem outras rotas que são desnecessárias ou poderiam mesmo danificar a planta durante o estresse (Figura 24.13). e Os cloroplastos podem emitir sinais de dificuldade para o núcleo. e Uma onda autopropagante de produção de EROs alerta partes da planta até então não estressadas sobre a necessidade de uma resposta (Figura 24.14). e Mecanismos de resposta ao estresse epigenético podem conduzir à proteção herdável (Figura 24.15). e Os hormônios atuam separadamente e em conjunto para regular as respostas ao estresse abiótico. Mecanismos fisiológicos e do desenvolvimento que protegem as plantas contra o estresse abiótico e As plantas abaixam o !Y da raiz para continuar a absorver água no solo em dessecação (Figuras 24.17, 24.18). e O aerênguima permite a difusão de O, em direção aos órgãos submersos (Figura 24.19). Capítulo 24 e Estresse Abiótico e As EROs podem ser destoxificadas por rotas de inativação que reduzem o estresse oxidativo (Figura 24.20). e As proteínas chaperonas protegem proteínas e membranas sensíveis durante o estresse abiótico (Figura 24.21). * A exposição prolongada a temperaturas extremas pode alterar a composição de lipídeos de membrana, permitindo, assim, que as plantas mantenham a fluidez de membrana (Tabela 24.3). e As plantas convivem com os íons tóxicos mediante exclusão e mecanismos internos de tolerância (Figura 24.22). e As plantas geram proteínas anticongelamento para impedir a formação de cristais de gelo. O fechamento estomático é provocado pelo efluxo de K* e ânions das células-guarda induzido pelo ABA (Figuras 24.2424.26). e As plantas podem alterar sua morfologia foliar e sua razão entre biomassas da raiz e da parte aérea para evitar ou mitigar o estresse abiótico (Figuras 24.27-24.29). e Alterações metabólicas capacitam as plantas a sobreviver aos estresses efêmeros, como a inundação ou mudanças ambientais do dia para a noite. * A inversão das rotas de resposta ao estresse deve ocorrer de uma maneira sincronizada, para evitar a produção de EROS. Os pesquisadores na área agrícola estudam os mecanismos sensores e a aclimatação das plantas às condições estressantes; depois, tentam desenvolver culturas vegetais

com tolerância aumentada. MATERIAL DA INTERNET e Ensaio 24.1 Heterofilia em plantas aquáticas O ácido abscísico induz a morfologia foliar do tipo aéreo em muitas plantas aquáticas. Leituras sugeridas Ahuja, I, de Vos, R. €, Bones, A. M, and Hall, R. D. (2010) Plant molecular stress responses face climate change. Trends Plant Sci. 15: 664-674. Atkinson, N.J. and Urwin, P. E. (2012) The interaction of plant biotic and abiotic stresses: From genes to the field. J. Exp. Bot. 63: 3523-3543. Mittler, R, and Blumwald, E. (2010) Genetic engineering for modern agriculture: Challenges and perspectives. Annu. Rev. Plant Biol. 61: 443-460. Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., and Van Breusegem, F. (2004) Reactive oxygen gene network of plants. Trends Plant Sci. 9: 490-498. 761 Chinnusamy, V., and Zhu, J. K. (2009) Epigenetic regulation of Peleg, Z., and Blumwald, E. (2011) Hormone homeostasis and stress responses in plants. Curr. Opin. Plant Biol. 12: 133- abiotic stress tolerance in crop plants. Curr. Opin. Plant Biol. 139. 14: 1-6. Lobell, D. B, Schlenker, W., and Costa-Roberts, J. (2011) Peleg, Z., Apse, M. P. and Blumwald, E. (2011) Engineering Climate trends and global crop production since 1980. salinity and water stress tolerance in crop plants: Getting Science 333: 616-620. closer to the field. Adv. Bot. Res. 57: 405443. Mittler, R. (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends Plant Sci. 7: 405-410.

Rotas de sinalização ativadas em resposta ao estresse abiótico

- Muitas rotas de resposta ao estresse compartilham intermediários da sinalização, permitindo que elas sejam integradas (**Figuras 24.9-24.12**).
- Os *regulons* ativam simultaneamente rotas específicas de resposta ao estresse e suprimem outras rotas que são desnecessárias ou poderiam mesmo danificar a planta durante o estresse (**Figura 24.13**).
- Os cloroplastos podem emitir sinais de dificuldade para o núcleo.
- Uma onda autopropagante de produção de EROs alerta partes da planta até então não estressadas sobre a necessidade de uma resposta (**Figura 24.14**).
- Mecanismos de resposta ao estresse epigenético podem conduzir à proteção herdável (**Figura 24.15**).
- Os hormônios atuam separadamente e em conjunto para regular as respostas ao estresse abiótico.

Mecanismos fisiológicos e do desenvolvimento que protegem as plantas contra o estresse abiótico

- As plantas abaixam o Ψ da raiz para continuar a absorver água no solo em dessecação (**Figuras 24.17, 24.18**).
- O aerênquima permite a difusão de O_2 em direção aos órgãos submersos (**Figura 24.19**).
- As EROs podem ser destoxificadas por rotas de inativação que reduzem o estresse oxidativo (**Figura 24.20**).
- As proteínas chaperonas protegem proteínas e membranas sensíveis durante o estresse abiótico (**Figura 24.21**).
- A exposição prolongada a temperaturas extremas pode alterar a composição de lipídeos de membrana, permitindo, assim, que as plantas mantenham a fluidez de membrana (**Tabela 24.3**).
- As plantas convivem com os íons tóxicos mediante exclusão e mecanismos internos de tolerância (**Figura 24.22**).
- As plantas geram proteínas anticongelamento para impedir a formação de cristais de gelo.
- O fechamento estomático é provocado pelo efluxo de K^+ e ânions das células-guarda induzido pelo ABA (**Figuras 24.24-24.26**).
- As plantas podem alterar sua morfologia foliar e sua razão entre biomassas da raiz e da parte aérea para evitar ou mitigar o estresse abiótico (**Figuras 24.27-24.29**).
- Alterações metabólicas capacitam as plantas a sobreviver aos estresses efêmeros, como a inundação ou mudanças ambientais do dia para a noite.
- A inversão das rotas de resposta ao estresse deve ocorrer de uma maneira sincronizada, para evitar a produção de EROs.
- Os pesquisadores na área agrícola estudam os mecanismos sensores e a aclimatação das plantas às condições estressantes; depois, tentam desenvolver culturas vegetais com tolerância aumentada.

MATERIAL DA INTERNET

- **Ensaio 24.1 Heterofilia em plantas aquáticas** O ácido abscísico induz a morfologia foliar do tipo aéreo em muitas plantas aquáticas.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.

Glossário A Abaxial Refere-se à superfície inferior da folha. Abscisão Desprendimento de folhas, flores e frutos de uma planta viva. Processo pelo qual células específicas no pecíolo (pedúnculo) diferenciam-se para formar uma camada de abscisão, permitindo que um órgão em perecimento/ morto se separe da planta. ACC-oxidase Catalisa a conversão de ACC em etileno, a última etapa na biossíntese do etileno. Acetilação Adição química catalisada de um grupo acetato a outra molécula. Ácido fosfatídico (PA, phosphatidic acid) Diacilglicerol que possui um fosfato no terceiro carbono da estrutura de glicerol. Ácido salicílico Derivado do ácido benzoico. Acredita-se ser um sinal endógeno para a resistência sistêmica adquirida. Ácidos auxina/3-indolacético (Aux/AIA) Família de proteínas pequenas e de vida curta que se combinam com as proteínas TIRI/AFB, formando o receptor primário de auxina. Em Arabidopsis, essa família regula a expressão gênica induzida por auxina mediante ligação à proteína ARF que está ligada ao DNA. Se a ARF específica for um ativador transcricional, a ligação Aux/AIA reprime a transcrição. Acil-ACP Cadeia de ácidos graxos ligada à proteína carregadora de acil. Acil hidrolases Acil hidrolases são enzimas que removem grupos acila (consistindo em um grupo carbonila e um grupo alquila) a partir de outros grupos funcionais. Aclimatação (fortalecimento) Aumento na tolerância ao estresse pela planta devido à exposição prévia a ele. Pode envolver expressão gênica. Comparar com adaptação. Aclimatação sistêmica adquirida (SAA, systemic acquired acclimation) Sistema fotoprotetor no qual as folhas expostas a níveis luminosos mais altos transmitem um sinal a folhas sombreadas, iniciando sua aclimatação. Acompanhamento do sol Movimento das lâminas foliares durante o dia, de modo que sua superfície planar permanece perpendicular aos raios solares. Acrópeto A partir da base até a extremidade de um órgão, como caule, raiz ou folha. Actina Importante proteína esquelética de ligação ao ATP. O monômero actina globular ou actina G pode ligar ADP ou ATP. À actina G carregada de ATP pode se autoassociar, formando filamentos polares longos de actina F. Na forma de actina F, o ATP é hidrolisado lentamente. Os filamentos crescem por adição de novos monômeros à extremidade mais (também chamada de extremidade farpada) e diminuem por liberação de monômeros de actina ligados ao ADP da extremidade menos (também chamada de

extremidade pontiaguda). Actina F Actina filamentosa, a forma de actina no protofilamento polimerizado, que é produzida a partir da actina G. Actina G Forma globular monomérica de actina da qual a actina F é formada. Actinorrízico Relacionado a várias espécies vegetais lenhosas, como os amieiros, em que a simbiose ocorre com bactérias do solo pertencentes ao gênero Frankia fixador de nitrogênio. Açúcar-nucleotídeo polissacarídeo glicosiltransferases Grupo de enzimas que sintetizam a estrutura básica dos polissacarídeos da parede celular. Acúleos Estruturas vegetais pontiagudas que impedem fisicamente a herbivoria e são derivadas de células epidérmicas. Adaptação Nível herdado de resistência adquirida por um processo de seleção durante muitas gerações. Comparar com aclimatação. Adaxial Refere-se à superfície superior de uma folha. Adesão Atração da água a uma fase sólida, como uma parede celular ou uma superfície vítrea, devido em primeiro lugar à formação de pontes de hidrogênio. Adesina rica em cisteína no estigma/estilete (SCA, stigma/style cysteine-rich adhesin) Proteína secretada pelo trato transmissor de estiletes do lírio que é envolvida no crescimento e na adesão de tubos polínicos. Aerênquima Característica anatômica de raízes encontradas em condições hipóxicas, mostrando no córtex espaços intercelulares grandes cheios de gás. Aeroponia Técnica pela qual as plantas são cultivadas sem solo, com suas raízes suspensas no ar enquanto são aspergidas continuamente com uma solução nutritiva. q-expansinas (EXPA) Uma das duas famílias principais de proteínas expansinas que catalisam o processo — dependente do pH — de expansão e relaxamento do estresse de paredes celulares. Ajuste osmótico Capacidade da célula de acumular solutos compatíveis e reduzir o potencial hídrico durante períodos de estresse osmótico. Alelopatia Liberação para o ambiente de substâncias vegetais que têm efeitos nocivos sobre plantas vizinhas. Alocação Distribuição regulada de produtos da fotossíntese para armazenamento, utilização e/ou transporte.

 Alopoliploides Poliploides com genomas completos múltiplos derivados de duas espécies separadas. Alternância de gerações Presença de dois estágios multicelulares geneticamente distintos, um haploide e um diploide, no ciclo de vida da planta. A geração gametofítica (haploide) começa com a meiose, enquanto a geração esporofítica (diploide) começa com a fusão de espermatozoide e óvulo. Amadurecimento Processo que torna os frutos mais palatáveis, incluindo maciez, aumento da doçura, perda de acidez e mudanças de coloração. Amido Poliglucano que consiste em cadeias longas de moléculas de glicose com ligações 14 e pontos ramificados, onde são usadas ligações 156. O amido é a modalidade de reserva de carboidrato na maioria das plantas. Amiloplasto Plastídio armazenador de amido, encontrado abundantemente em tecidos de reserva de caules, raízes e sementes. Na coifa, amiloplastos especializados também podem servir como sensores da gravidade das raízes. Amolecimento Distensão irreversível a longo prazo, característica de paredes celulares em crescimento (expansão). Praticamente inexistente em paredes que não estão se expandindo. Amplitude Em um ritmo biológico, é a distância entre os valores máximo e mínimo; com frequência, ela pode variar enquanto o período permanece inalterado. Anáfase Estágio da mitose durante o qual as duas cromátides de cada cromossomo replicado são separadas e se deslocam para polos opostos. Anáfase A Anáfase inicial, durante a qual as cromátides-irmãs se separam e começam a se deslocar para os polos opostos. Anáfase B Anáfase tardia, durante a qual os microtúbulos polares deslizam (e passam um pelo outro) e estendem-se, afastando os polos do fuso. Simultaneamente, os cromossomos-irmãos são empurrados para seus respectivos polos. Análise de tecidos vegetais No contexto da nutrição mineral, é a análise das concentrações de nutrientes em uma amostra vegetal. Análise do solo Determinação química do conteúdo de nutrientes em uma amostra de solo coletada na zona das raízes. Análise por microarranjo Técnica que usa um suporte sólido sobre o qual são marcadas milhares de sequências de DNA, representativas de genes singulares de determinada espécie. Todos os genes de um arranjo podem ser investigados em um único experimento, aumentando o poder da análise gênica em muitas vezes, quando comparada aos métodos clássicos. Anatomia Kranz (G: Kranz: coroa ou auréola.)

Disposição, semelhante à coroa, de células do mesofilo ao redor de uma camada de células grandes da bainha do feixe vascular. As duas camadas concêntricas de tecido fotossintético circundando o feixe vascular. Essa característica anatômica é típica de folhas de muitas plantas C,. Aneuploidia Condição em que os genomas contêm cromossomos adicionais ou menos cromossomos individuais (conjuntos cromossômicos incompletos) do que o normal. Angiospermas Plantas floríferas. Com sua estrutura reprodutora inovadora, a flor, constituem o tipo mais avançado de espermatófitas e dominam a paisagem. Elas se distinguem das gimnospermas pela presença de um carpelo que envolve as sementes. Ângulo de contato Medida quantitativa do grau com que uma molécula de água é atraída a uma fase sólida em relação a si própria. Ângulo do valor-alvo gravitrópico Ângulo em que os órgãos gravitrópicos são mantidos em relação à gravidade. Anterídio Órgão masculino que produz a célula espermática na geração gametofítica de plantas inferiores. Anticlinal Referente à orientação da placa celular em ângulo reto em relação ao eixo longitudinal durante a citocinese. Antiporte Tipo de transporte ativo secundário em que o movimento passivo (a favor do gradiente) de prótons ou outros íons aciona o transporte ativo (contra o gradiente) de um soluto na direção oposta. Aparato da oosfera As três células na extremidade micropilar do saco embrionário, consistindo em oosfera e duas sinérgides. Aparato filiforme Parede celular espessada e convoluta que aumenta a área de superfície da membrana plasmática de uma sinérgide na extremidade da micrópila. Ápice do caule Consiste no meristema apical do caule mais os primórdios foliares formados mais recentemente (órgãos derivados do meristema apical). Aplicação foliar Aplicação — por pulverização — e absorção foliar de alguns nutrientes minerais. Apoplasto Sistema vegetal geralmente contínuo, composto de paredes celulares, espaços intercelulares e vasos. Apoptose Tipo de morte celular programada encontrado em animais, mostrando alterações morfológicas e bioquímicas características, incluindo a fragmentação do DNA nuclear entre os nucleossomos. Mudanças do tipo apoptose ocorrem também em alguns tecidos vegetais senescentes, nos elementos traqueais (xilema) em diferenciação e na resposta da hipersensibilidade contra patógenos. Aprisionamento de organelas Fixação de uma organela a uma estrutura de citoesqueleto ou de membrana. Algumas classes de motores de miosina ou cinesina que

fixam organelas à actina F ou a microtúbulos, respectivamente. Aquaporinas Proteínas integrais de membrana que formam canais seletivos de água através da membrana. Esses canais facilitam o movimento da água através da membrana. ARABIDOPSIS HSTIDINE PHOSPHOTRANSFER (AHP) Gene envolvido na propagação do sinal de citocininas do receptor na membrana plasmática para o núcleo. ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR (ARR) Genes de Arabidopsis semelhantes às proteínas bacterianas de sinalização de dois componentes, que são denominadas reguladores de resposta. Existem duas classes: ARR do tipo A, cuja transcrição é regulada por citocininas, e ARR do tipo B, cuja expressão não é afetada por citocininas. Arabinanos Polissacarídeos neutros com uma estrutura de resíduos de arabinose com ligações 155, decorados com cadeias laterais curtas ou simples formadas de arabinose. Os arabinanos podem ser polímeros separados ou podem ser domínios vinculados à estrutura de ramnogalacturonano 1. Arabinogalactano do tipo 1 Polissacarídeo péctico com uma estrutura básica de D-galactano com ligação P-(1 > 4),

decorada com resíduos simples de arabinose. Arabinoxilano Polissacarídeo de parede celular, ramificado, consistindo em uma estrutura básica de resíduos de xilose com cadeias laterais de arabinose. Arbúsculos Estruturas ramificadas de fungos micorrízicos que se formam dentro das células penetradas. Eles são os sítios de transferência de nutrientes entre o fungo e a planta hospedeira. Também chamados de hifas em espiral. ARGONAUTE (AGO) Proteína catalítica que é parte do complexo de silenciamento induzido pelo RNA. Arp 2/3 Proteínas 2 e 3 relacionadas à actina que se ligam ao lado de um filamento de actina preexistente e formam um complexo para iniciar o crescimento de um ramo de filamento de actina. Arquegônio Órgão feminino que produz oosfera na geração gametofítica de plantas inferiores. Arquitetura do sistema de raízes Disposição geométrica geral das raízes da planta, constituindo um sistema. ARRdotipoA Genes de Arabidopsis que codificam reguladores de resposta compostos de apenas um domínio receptor. ARRdotipoB Genes de Arabidopsis que codificam reguladores de resposta que possuem um domínio de saída além do domínio receptor. Ascorbato peroxidase Enzima que converte peróxido e ascorbato em desidroascorbato e água. Asparagina sintetase (AS) Enzima que transfere nitrogênio como um grupo amino da glutamina ao aspartato, formando asparagina. Aspartato aminotransferase (Asp-AT) Aminotransferase que transfere o grupo amino do glutamato para o átomo carboxila do oxalacetato, formando aspartato. Assimilação de nutrientes Incorporação de nutrientes minerais em compostos de carbono, como pigmentos, cofatores enzimáticos, lipídeos, ácidos nucleicos ou aminoácidos. Ativadores No controle da transcrição, fatores de transcrição de ação positiva que se ligam a sequências reguladoras distais geralmente localizadas dentro de 1.000 pb do sítio de iniciação da transcrição. Atividade do dreno Taxa de absorção de fotossintatos por unidade de peso do tecido do dreno. ATP-sintase Complexo proteico de multissubunidades que sintetiza ATP, a partir de ADP e fosfato (P). Os tipos FF, e CH,. -CF, estão presentes em mitocôndrias e cloroplastos, respectivamente. Também chamado de Complexo V. Atricoblastos Células epidérmicas da raiz que são incapazes de formar pelos. a-tubulina Em conjunto com a B-tubulina, um componente do monômero heterodímero que polimeriza para formar microtúbulos. Autofagia Mecanismo

catabólico que, via autofagossomos, transfere macromoléculas celulares e organelas aos vacúolos líticos, onde são degradadas e recicladas. Autofagossomo Organela ligada à membrana dupla que disponibiliza componentes celulares ao vacúolo para degradação. Autoincompatibilidade (Sl, self-incompatibility) Termo geral para diferentes mecanismos genéticos em angiospermas, que visam impedir a autofertilização e, portanto, promover a polinização cruzada (não confundir com mecanismos temporais ou anatômicos, como a heterostilia, que também reduzem a autopolinização). Autoincompatibilidade esporofítica (SSI, sporophitic self-incompatibility) Um tipo de autoincompatibilidade em que o fenótipo de incompatibilidade do grão de pólen é determinado pelo genoma diploide do seu progenitor — especificamente, o tapete da antera. Autoincompatibilidade gametofítica (GSI, gametophytic self-incompatibility) Tipo de autoincompatibilidade em que a incompatibilidade fenotípica do pólen é determinada pelo genótipo do próprio pólen (haploide). Autopoliploides Poliploides contendo genomas completos múltiplos de uma única espécie. Bacillus thuringiensis (Bt) Bactéria de solo que é fonte de um transgene muito utilizado e que codifica uma toxina inseticida. Bacterioclorofilas Pigmentos absorventes de luz, ativos na fotossíntese de organismos anoxigênicos. Bacteroides Organelas fixadoras de nitrogênio que se desenvolvem a partir de bactérias endossimbiontes sob um sinal da planta hospedeira. 765 Glossário Baga Fruto carnoso simples, produzido por um ovário único e consistindo em um exocarpo pigmentado (externo), um mesocarpo suculento e carnoso e um endocarpo membranoso. Bainha amilífera Camada de células que envolve o sistema vascular do caule e coleóptilo e tem continuidade com a endoderme da raiz. Ela é necessária para o gravitropismo em caules de Arabidopsis. Bainha do feixe Uma ou mais camadas de células, firmemente justapostas, circundando as nervuras pequenas de folhas e os feixes vasculares primários de caules. Banda pré-prófase Disposição circular de microtúbulos e microfilamentos formada no citoplasma cortical um pouco antes da divisão celular. Ela envolve o núcleo e prediz o plano de citocinese da mitose seguinte. Basípeto A partir do ápice de crescimento de um caule ou raiz em direção à base (junção da raiz e parte aérea). B-expansinas (EXPBs) Uma das duas principais famílias de expansinas; o número de genes de EXPB é especialmente numeroso em gramíneas, onde um subconjunto é abundantemente

expresso no pólen e facilita a penetração do tubo polínico no estigma. Biobalística Procedimento, também chamado de técnica do gene gun, em que partículas diminutas de ouro revestidas com os genes de interesse são mecanicamente injetadas nas células da cultura. Parte do DNA é aleatoriamente incorporada ao genoma das células-alvo. Biologia de sistemas Abordagem para examinar processos vivos complexos que empregam modelos matemáticos e computacionais, visando estimular redes biológicas não lineares e prever melhor sua operação. Biosfera Partes da superfície e da atmosfera da Terra que sustentam os organismos vivos que a habitam. Bombas Proteínas de membrana que realizam o transporte ativo primário através de uma membrana biológica. A maioria das bombas transporta íons, como H* ou Ca", p-oxidação Oxidação de ácidos graxos em graxo-acil-CoA e decomposição sequencial dos ácidos graxos em unidades de acetil-CoA. NADH também é produzido.

766 Glossário Bráctea Estrutura pequena semelhante à folha, com lâmina não desenvolvida. Brassinolídeo Hormônio esteroidal vegetal com atividade promotora de crescimento, isolado pela primeira vez do pólen de Brassica napus. Pertence a um grupo de hormônios esteroidais vegetais com atividades semelhantes denominados brassinosteroides. Brassinosteroides Grupo de hormônios esteroidais vegetais que exercem papéis importantes em muitos processos de desenvolvimento, incluindo a divisão e o alongamento celulares em caules e raízes, fotomorfogênese, desenvolvimento reprodutivo, senescência foliar e respostas a estresses. Briófita Ver Plantas avasculares. B-tubulina Em conjunto com a-tubulina, um componente do monômero heterodimérico que polimeriza para formar microtúbulos. c Cadeia de transporte de elétrons Série de complexos proteicos na membrana mitocondrial interna, ligados pelos carregadores móveis de elétrons ubiquinona e citocromo c, que catalisam a transferência de elétrons de NADH para O,. No processo, é liberada grande quantidade de energia. Parte da energia é conservada como um gradiente eletroquímico de prótons. Cadeia respiratória Ver Cadeia de transporte de elétrons. Caeliferinas Família de ácidos graxos a-hidroxissulfatados que elicitam a produção de voláteis vegetais e respostas imunológicas. Caleosinas Proteínas de ligação ao cálcio na lâmina externa de membranas de corpos lipídicos, que, como as oleosinas, têm uma sequência hidrofóbica grande que penetra no triglicerídeo (lipídeo de reserva) do corpo lipídico. Calmodulina Proteína conservada de ligação ao Ca”, encontrada em todos os eucariotos; ela regula muitas reações metabólicas acionadas pelo Ca”. Calor específico Razão entre a capacidade calorífica de uma substância e a capacidade calorífica de uma substância de referência, geralmente a água. A capacidade calorífica é a quantidade de calor necessária para mudar a temperatura de uma unidade de massa em 1ºC. A capacidade calorífica da água é de 1 caloria (4,184 Joule) por grama por grau Celsius. Calor latente de vaporização Energia necessária para separar moléculas da fase líquida e movê-las para a fase gasosa, à temperatura constante. Calose Glucano com ligação B-(153) sintetizado na membrana plasmática e depositado entre ela e a parede celular. A calose é sintetizada por elementos crivados em resposta a um dano, estresse ou como parte de um processo de desenvolvimento normal. Calose de lesão Calose depositada nos

poros de elementos crivados danificados, isolando-os do tecido circundante intacto. À medida que os elementos crivados se restabelecem, a calose desaparece dos poros. CAM Ver Metabolismo ácido das crassuláceas. CAM facultativo Encontrado em algumas espécies vegetais que, sob condições de estresse pela seca, alternam entre o metabolismo C, ou C, e o metabolismo CAM. Camada de aleurona Camada distinta de células de aleurona que circunda o endosperma amiláceo de grãos de cereais. Camada de separação Camada celular dentro da zona de abscisão cujas paredes celulares se decompõem, fazendo o órgão (folha ou fruto) ser desprendido da planta. Câmbio Camada de células meristemáticas entre o xilema e o floema, que produz células desses tecidos, resultando no crescimento lateral (secundário) do caule ou da raiz. Câmbio suberoso Camada de meristema lateral que se desenvolve dentro de células diferenciadas do córtex e do floema secundário. Produz as camadas protetoras secundárias que, juntas, constituem a periderme. Também chamado de felogênio. Câmbio vascular Meristema lateral que consiste em células iniciais fusiformes e radiais e que origina os elementos secundários de xilema e floema, assim como o parênquima radial. Campos de pontoações Depressões nas paredes celulares primárias onde numerosos plasmodesmos estabelecem conexões com células adjacentes. Quando presentes, as paredes secundárias não são depositadas nos locais de campos de pontoações, originando pontoações. Canais Proteínas transmembrana que funcionam como poros seletivos para o transporte passivo de íons ou de água através da membrana. Canal de infecção Extensão tubular interna da membrana plasmática de pelos das raízes, através da qual os rizóbios penetram nas células corticais da raiz. Canalização da luz Em células fotossintetizantes, é a propagação de parte da luz incidente através do vacúolo central de células do parênquima paliçádico e através dos espaços intercelulares. Capilaridade Movimento ascendente da água por distâncias pequenas em um tubo capilar de vidro ou dentro da parede celular, devido à coesão, adesão e tensão superficial da água. Cardenolídeos Glicosídeos esteroidais que têm sabor amargo e são extremamente tóxicos para animais superiores mediante sua ação sobre ATPases ativadas por Na'K". Eles são extraídos da dedaleira (Digitalis) para tratamento de distúrbios cardíacos humanos. Carga mutacional Número total de genes deletérios que se acumularam no genoma de um indivíduo ou de uma população,

podendo causar doença. Carotenoides Polienos lineares, dispostos como uma cadeia plana em zigue-zague, com ligações duplas conjugadas. Esses pigmentos de cor laranja funcionam como pigmentos antena e agentes fotoprotetores. Carregadoras Proteínas de transporte em membranas que se ligam a um soluto. Elas passam por mudança conformacional e liberam o soluto no outro lado da membrana. Carregamento do floema Movimento de produtos fotossintéticos, dos cloroplastos do mesofilo para os elementos crivados de folhas maduras. Inclui etapas de transporte de curta distância e carregamento do elemento crivado. Ver também Descarregamento do floema. Carregamento do xilema Processo pelo qual os íons saem do simplasto e entram nas células condutoras do xilema. Carriquinolida Componente da fumaça que estimula a germinação de sementes; similar estruturalmente às estrigolactonas. Casca Termo coletivo para todos os tecidos externos ao câmbio de caules ou raízes lenhosos; composta de floema e periderme.

Casca da semente Ver Testa. Cascata MAP (proteína ativada por mitógeno, mitogen-activated protein) quinase Ligação de um sinal do ligante que resulta na fosforilação e na ativação de uma série de enzimas quinases. Catalase Enzima que decompõe peróxido de hidrogênio em água. Quando abundante em peroxissomos, ela pode formar arranjos cristalinos. Caule Eixo primário da planta que geralmente se situa acima do nível do solo, mas são comuns os caules subterrâneos modificados, anatomicamente semelhantes, como os rizomas e os bulbos. Cavitação Colapso de tensão de uma coluna de água resultante da expansão indefinida de uma minúscula bolha de gás. CCAAT box Sequência de nucleotídeos envolvidos na iniciação da transcrição em eucariotos. Célula apical Em fetos e outras plantas vasculares primitivas, ela é a única célula inicial ou célula-tronco de raízes ou caules e origina todas as outras células do órgão. Na embriogênese de angiospermas, ela é a menor célula, rica em citoplasma, formada na primeira divisão do zigoto. Célula basal Na embriogênese, é a célula maior e vacuolada formada pela primeira divisão do zigoto. Ela origina o suspensor. Célula central Célula no saco embrionário que se funde com a célula espermática secundária, originando a célula endospérmica primária. Célula companheira ordinária Tipo de célula companheira com relativamente poucos plasmodesmos que se conectam a qualquer uma das células circundantes que não seu elemento crivado associado. Célula do tubo Ver Célula vegetativa. Célula fundamental da linhagem estomática (CFLE) Uma das duas células-filhas da divisão da célula-mãe do meristemoide durante a diferenciação das células-guarda. Célula intermediária Um tipo de célula companheira com numerosas conexões de plasmodesmos com células circundantes, especialmente com as células de bainhas dos feixes vasculares. Célula-mãe de células-guarda (CMCG) Célula que origina o par de células-guarda para formar um estômato. Célula-mãe de megásporo Célula no interior do rudimento seminal que, por meiose, origina megásporos. Célula-mãe de pólen Microsporócito que se divide por meiose, produzindo os micrósporos na antera. Célula vegetativa Uma das duas células produzidas pela divisão do núcleo do micrósporo durante a microgametogênese em grãos de pólen de angiospermas. Depois que a célula generativa é engolfada, a célula vegetativa origina o tubo polínico após a polinização. Células albuminosas Células associadas

aos elementos crivados no floema de gimnospermas. Embora similares às células companheiras nas angiospermas, elas têm uma origem de desenvolvimento diferente. Também denominadas células de Strasburger. Células alveolares Camada de células circundada por paredes celulares tubiformes, formadas durante a celularização do endosperma cenocítico. Células antipodais Células localizadas na extremidade calazal do saco embrionário em um gametófito feminino maduro. Células arquesporiais Células que originam ou a célula-mãe de pólen (célula-mãe de micrósporo, masculina) ou a célula-mãe de megásporo (feminina). Células buliformes Células grandes, em forma de bolha, geralmente agrupadas na face adaxial da epiderme foliar de gramíneas. A contração e a expansão das células buliformes em resposta a mudanças de turgor regulam o enrolamento e o desenrolamento da folha. Células companheiras Em angiospermas, elas são células metabolicamente ativas, conectadas a seu elemento crivado por plasmodesmos grandes e ramificados; assumem muitas das atividades metabólicas do elemento crivado. Em folhas-fonte, elas atuam no transporte de fotossintatos para os elementos crivados. Células crivadas Elementos crivados de gimnospermas, relativamente não especializados. Comparar com elementos de tubo crivado. Células de transferência Um tipo celular semelhante a uma célula companheira ordinária, mas com projeções digitiformes das suas paredes. Essas projeções aumentam consideravelmente a área de superfície da membrana plasmática e a 767 Glossário capacidade de transporte de solutos através da membrana a partir do apoplasto. Células do meristema fundamental Células meristemáticas que originam os tecidos corticais e medulares; na raiz e no hipocótilo, essas células produzirão a endoderme. Células em paliçada Uma a três camadas de células fotossintéticas colunares, localizadas abaixo da face superior da epiderme da folha, constituindo o parênquima paliçádico. Células fundamentais (pavement cells) Tipo predominante de células epidérmicas foliares que secretam uma cutícula serosa e servem para proteger a planta da desidratação e de danos provocados pela radiação ultravioleta. Células-guarda Par de células epidérmicas especializadas que circundam a fenda estomática; elas regulam a abertura e o fechamento do estômato. Células-mães de meristemoide (CMMSs, meristemoid mother cells) Células da protoderme foliar que se dividem assimetricamente (a assim chamada divisão de entrada) para originar o meristemoide,

um precursor da célula-guarda. Células silicosas Em membros da família das gramíneas, células especializadas na superfície foliar que contêm corpos silicosos. Células subsidiárias Células epidérmicas especializadas situadas ao lado das células-guarda e que atuam junto com elas no controle das aberturas estomáticas. Celulose Cadeia linear de D-glicose com ligações B-(14). A unidade de repetição é a celobiose. Celulose sintase Enzima que catalisa a síntese de D-glucanos individuais com ligações B-(14) que formam a microfibrila de celulose. Centro quiescente Região central do meristema da raiz onde as células se dividem mais lentamente do que as células circundantes ou não se dividem. Centrômero Região constrita no cromossomo mitótico, onde o cinetocoro se forma e ao qual as fibras do fuso se fixam. Centros Fe-S Grupos prostéticos formados de ferro e enxofre inorgânicos, que são abundantes em proteínas no transporte de elétrons respiratório e fotossintético.

CESA (celulose sintase A) Família multigênica de celuloses sintase encontrada em todas as plantas terrestres. Ciclinas Proteínas reguladoras associadas a quinases dependentes de ciclina que desempenham um papel crucial na regulação do ciclo celular. Ciclo de Calvin-Benson Rota bioquímica de redução de CO, a carboidrato. O ciclo envolve três fases: a carboxilação de ribulose-1,5-bifosfato com CO, atmosférico, catalisada pela rubisco; a redução de 3-fosfoglicerato a trioses fosfato pela 3-fosfoglicerato quinase e pela NADP-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase; a regeneração da ribulose-1,5-bifosfato mediante a ação conjunta de dez reações enzimáticas. Ciclo do ácido cítrico Ciclo de reações localizadas na matriz mitocondrial, catalisadoras da oxidação de piruvato a CO,. ATP e NADH são gerados no processo de oxidação. Ciclo do glioxilato Sequência de reações que convertem duas moléculas de acetil-CoA em succinato no glioxissomo. Ciclo Q Mecanismo de oxidação de plasto-hidroquinona em cloroplastos e ubi-hidroquinona em mitocôndrias. Cinesinas Proteínas motoras de ligação aos microtúbulos que se ligam ao ATP e interagem com microtúbulos, bem como se ligam às moléculas da “carga”. Elas são responsáveis pelo movimento da carga (com hidrólise de ATP) ao longo de microtúbulos ou pela ancoragem da carga (como organelas ou cromossomos condensados) nos microtúbulos. As cargas das cinesinas podem ser outros microtúbulos e, assim, elas orientam a dinâmica do fuso durante a divisão celular. Cinetocoro Sítio de ligação das fibras do fuso ao cromossomo na anáfase. Trata-se de uma estrutura em camada associada ao centrômero, a qual contém proteínas de ligação aos microtúbulos e cinesinas que ajudam a despolimerizar e encurtar os microtúbulos do cinetocoro. Circunutação Tendência do ápice de um caule ou de uma raiz de oscilar segundo um padrão em espiral durante o crescimento. Cisgenia Técnicas de engenharia genética em que os genes são transferidos entre plantas que, de outra maneira, poderiam também ser cruzadas sexualmente. Cisternas Rede de sáculos e túbulos achatados que compõem o retículo endoplasmático. Citocinese Após a divisão nuclear em células vegetais, a citocinese é a separação dos núcleos-filhos pela formação de nova parede celular. Citocromo c Componente periférico e móvel da cadeia mitocondrial de transporte de elétrons, que oxida o complexo Hle reduz o complexo IV. Citocromo c

oxidase (complexo IV) Complexo de multissubunidades na cadeia mitocondrial de transporte de elétrons, que catalisa a oxidação de citocromo c reduzido e a oxidação de O, a HO ligada ao bombeamento de prótons da matriz para o espaço intermembrana. Citocromo f Uma subunidade no complexo citocromo b,f que desempenha um papel no transporte de elétrons entre os fotossistemas I e II. Citocromo P450-monoxigenases (CYPs) Denominação genérica para um grande número de enzimas oxidativas de função mista, localizadas no retículo endoplasmático. As CYPs são aparentadas, mas diferentes, e participam de uma diversidade de processos oxidativos, incluindo etapas na biossíntese de giberelinas e brassinosteroides. Citoesqueleto O citoesqueleto é composto de microfilamentos polarizados de actina ou microtúbulos de tubulina. Ele auxilia no controle da organização e da polaridade de organelas e células durante o crescimento. Citoplasma Matéria celular limitada pela membrana plasmática que, excluindo o núcleo, contém o citosol, os ribossomos e o citoesqueleto. Em eucariotos, ele circunda organelas intracelulares e limitadas por membranas (cloroplastos, mitocôndrias, retículo endoplasmático, etc.). Citosol Fase coloidal-aquosa do citoplasma contendo solutos dissolvidos, mas excluindo estruturas supramoleculares, como ribossomos e componentes do citoesqueleto. Cladódios Caules fotossintetizantes achatados que desempenham as funções de folhas, como em opúncia (Opuntia, Cactaceae). Clatrinas Proteínas que têm uma estrutura única em tríscele (do inglês, triskelion). Espontaneamente, elas se unem em gaiolas de 100 nm que revestem vesículas associadas à endocitose, junto à membrana plasmática e a outros eventos do tráfego celular. Climatérico Elevação pronunciada da respiração no começo do amadurecimento, constatada em todos os frutos que amadurecem em resposta ao etileno e no processo de senescência de folhas e flores desprendidas. Clonagem com base em mapeamento Técnica que emprega análise genética da descendência de cruzamentos entre uma planta mutante e uma do tipo selvagem, para restringir a localização da mutação a um pequeno segmento do cromossomo, que pode então ser sequenciado. Clorofilas Grupo de pigmentos verdes absorventes de luz e ativos na fotossíntese. Cloroplasto Organela que é o sítio da fotossíntese em organismos eucarióticos fotossintetizantes. Clorose Amarelecimento de folhas que ocorre como consequência de deficiência mineral. As folhas afetadas e a localização da clorose nelas podem servir ao

diagnóstico do tipo de deficiência. Coeficiente de difusão (D,) Constante de proporcionalidade que mede o quão facilmente uma substância específica s move-se por determinado meio. O coeficiente de difusão é uma característica da substância e depende do meio. Coeficiente de temperatura (Q,,) Aumento da taxa de um processo (p. ex., respiração) para cada aumento térmico de 10ºC. Coesão Atração mútua entre moléculas de água devido à extensa formação de pontes de hidrogênio. Coevolução Adaptações genéticas vinculadas de dois ou mais organismos. Coifa Células junto ao ápice da raiz que cobrem as células meristemáticas e as protegem de dano mecânico à medida que a raiz se move pelo solo. A coifa é o sítio da percepção da gravidade e da sinalização da resposta gravitrópica. Colarinho da parede Colarinho contendo calose ao redor de um plasmodesmo que pode mudar de tamanho e, desse modo, afetar o limite de tamanho de exclusão. Colênquima Parênquima especializado com paredes celulares primárias ricas em pectina e irregularmente espessadas. A função desse tecido é dar sustentação a partes em crescimento de um caule ou a folhas. Coleóptilo Folha modificada constituindo-se de uma bainha que cobre e protege as folhas primárias jovens de uma plântula de gramínea, à medida que

ela cresce no solo. A percepção unilateral da luz, especialmente a luz azul, pela extremidade resulta em crescimento assimétrico e curvatura, devido à distribuição desigual de auxina nos lados iluminados e sombreados. Coleorriza Bainha protetora envolvendo a radícula do embrião de representantes da família Poaceae. Columela Cilindro central da coifa. Comensalismo Relação entre dois organismos, em que um se beneficia sem afetar negativamente o outro. Compartimento pré-vacuolar Compartimento de membrana equivalente ao endossomo tardio em células animais, onde a separação ocorre antes que as cargas sejam liberadas em um vacúolo lítico. Compensação de temperatura Uma característica de ritmos circadianos que podem manter sua periodicidade circadiana por uma faixa ampla de temperaturas dentro do espectro fisiológico. Complementação Procedimento genético pelo qual duas mutações recessivas são introduzidas na mesma célula para descobrir se elas executam a mesma função genética, sendo, portanto, alelos. Se a configuração trans (m + + my) exibir um fenótipo mutante, as mutações são alélicas; se mostrar um fenótipo do tipo selvagem, elas são não alélicas. Complexo antena Grupo de moléculas pigmentadas que cooperam na absorção de energia luminosa e a transferem para um complexo de centro de reação. Complexo citocromo b,f Complexo proteico grande de multissubunidades, contendo dois hemes do tipo b, um heme do tipo c (citocromo f) e uma proteína Rieske ferro-sulfurosa. Proteína imóvel distribuída igualmente entre as regiões dos grana e o estroma das membranas. Complexo citocromo bc, (complexo III) Complexo proteico de multissubunidades na cadeia mitocondrial de transporte de elétrons, que catalisa a oxidação de ubiquinona reduzida (ubiquinol) e a redução de citocromo c ligado ao bombeamento de prótons da matriz para o espaço intermembrana. Complexo COP1-SUPRESSOR DE PHYA (COP1-SPA) Proteína que forma um complexo com COP1 e reprime a fotomorfogênese. Complexo da enzima nitrogenase Complexo proteico de dois componentes que conduz a fixação biológica do nitrogênio, em que a amônia é produzida a partir de nitrogênio molecular. Complexo de iniciação da transcrição Complexo multiproteico de fatores de transcrição, necessário para a ligação da RNA-polimerase e a iniciação da transcrição. Complexo de silenciamento induzido pelo RNA (RISC, RNA-induced silencing complex) Complexo

multiproteico que incorpora uma fita de um RNA de interferência curto (siRNA) ou micro-RNA (miRNA). Os complexos RISC ligam-se ao mRNA e o clivam, impedindo, assim, a tradução. Complexo do centro de reação Grupo de proteínas de transferência de elétrons que recebe energia do complexo antena e a converte em energia química, usando reações de oxidação-redução. Complexo do poro nuclear (CPN) Estrutura desenvolvida, com 120 nm de largura, composta de mais de uma centena de proteínas nucleoporinas diferentes com disposição octogonal. O CPN forma um poro grande na membrana nuclear, delimitado por proteínas. Complexo estomático Constituído por células-guarda, células subsidiárias e fenda estomática, que, juntas, regulam a transpiração foliar. Complexo Il de captação de luz (LHCII, light-harvesting complex Il) O mais abundante complexo antena de proteínas, associado primariamente ao fotossistema II. Complexo promotor de anáfase Durante a mitose, este complexo proteico controla a destruição de proteínas ciclinas pelo proteassomo, permitindo que as cromátides alinhadas na metáfase se separem para seus respectivos polos. Complexo sinalossomo COP9 (CSN) Complexo proteico que parece facilitar a entrada de COP1 no núcleo. Complexo sinaptonêmico Estrutura proteica que se forma entre cromossomos homólogos durante a prófase 1 da meiose. Complexo V Ver ATP-sintase. Complexos |-V Também conhecidos como complexos respiratórios, eles são NADH-desidrogenase (complexo 1), succinato desidrogenase (complexo Il), o complexo citocromo bc1 (complexo TIN), citocromo c oxidase (complexo IV) e a FF, -sintase (complexo V). Apenas o complexo V não está envolvido no transporte de elétrons. 769 Glossário Complexos S-PHASE KINASE-ASSOCIATED PROTEIN 1 (Skp1/Cullin/F-box) (SCF) Complexos proteicos grandes que atuam como ubiquitina E3 ligases nas rotas de sinalização de vários hormônios vegetais. Comprimento crítico do dia Comprimento mínimo do dia exigido para o florescimento de uma planta de dia longo; é o comprimento máximo do dia que possibilitará o florescimento de plantas de dia curto. No entanto, estudos têm demonstrado que o importante é o comprimento da noite, não o do dia. Comprimento de onda (1) Unidade de medida para caracterização da energia luminosa. Ele é a distância entre sucessivas cristas de onda. No espectro visível, corresponde a uma cor. Concentração crítica (de um nutriente) Conteúdo mínimo de um nutriente mineralno tecido que é correlacionado ao crescimento

ou ao rendimento máximo. Condutividade hidráulica Descreve o quão rapidamente a água pode se mover através de uma membrana; ela é expressa em termos de volume de água por unidade de área de membrana pelo tempo por unidade de força propulsora (i.e, m”m”? si MPad. Condutividade hidráulica do solo Medida da facilidade com que a água se move no solo. Conexão citoplasmática (cytoplasmic sleeve) Região do citoplasma entre a membrana plasmática e o desmotúbulo central derivado do retículo endoplasmático em um plasmodesmo. Configuração rabl Posicionamento proposto de cromossomos dentro de um núcleo no qual todos os centrômeros e todos os telômeros apontam em direção oposta. Coníferas Árvores dotadas de cones. CONSTANS (CO) Gene de um componente-chave de uma rota reguladora que promove o florescimento de Arabidopsis em dias longos; ele codifica uma proteína que regula a transcrição de outros genes. COPI Proteína de revestimento de vesícula que direciona vesículas envolvidas no movimento retrógrado dentro do complexo de Golgi e deste para o retículo endoplasmático. COPII Proteína de revestimento de vesícula que direciona o fornecimento da membrana e dos conteúdos da vesícula para o complexo de Golgi a partir do retículo endoplasmático.

 Corpo Região interna do meristema apical do caule, na qual os planos de divisão celular não estão fortemente polarizados, levando a aumentos no volume do caule. Corpo autofágico Organela simples ligada à membrana, derivada do autofagossomo, que penetra no vacúolo e libera seus conteúdos para degradação. Corpo multivesicular Parte do compartimento de triagem pré-vacuolar que atua na degradação de vacúolos e de suas membranas. Corpo primário da planta Parte da planta derivada diretamente dos meristemas apicais do caule e da raiz. Ele é composto de tecidos resultantes do crescimento primário, ao contrário do corpo secundário. Corpos contendo rubisco Vesículas contendo rubisco, consideradas como originadas de cloroplastos senescentes; subsequentemente, elas são engolfadas por autofagossomos e disponibilizadas ao vacúolo para degradação. Corpos de proteínas P Estruturas descontínuas de proteínas P — esféricas, fusiformes ou espiraladas/torcidas — presentes no citosol de elementos de tubos crivados (floema) imaturos. Em geral, estão dispersos em formas tubulares ou fibrilares durante a maturação celular. Corpos lipídicos Também conhecidos como oleossomos ou esferossomos, são organelas que acumulam e armazenam triacilgliceróis. Eles são circundados por uma única lâmina fosfolipídica (“monocamada fosfolipídica”) derivada do retículo endoplasmático. Corpos pró-lamelares Sofisticados arranjos semicristalinos de túbulos membranosos que se desenvolvem em plastídios ainda não expostos à luz (etioplastos). Corpos proteicos Organelas de reserva proteica envolvidas por uma membrana simples; eles são encontrados principalmente em tecidos de sementes. Corrente citoplasmática Movimento coordenado de partículas e organelas pelo citosol. Córtex Região externa da raiz, delimitada externamente pela epiderme e internamente pela endoderme. Cossupressão Decréscimo da expressão de um gene quando são introduzidas cópias extras. Crescimento ácido Uma característica de paredes celulares em crescimento em que elas se estendem mais rapidamente em pH ácido do que em pH neutro. Crescimento anisotrópico Aumento que é maior em uma direção do que em outra; por exemplo, as células que se alongam no eixo do caule ou da raiz crescem mais em comprimento do que em largura. Crescimento apical Crescimento localizado na extremidade de uma célula vegetal, causado por secreção localizada de novos polímeros

de parede. Ele ocorre em tubos polínicos, pelos de raízes, algumas fibras e tricomas filamentosos da semente do algodoeiro, bem como no protonema (musgo) e em hifas (fungos). Crescimento difuso Um tipo de crescimento celular vegetal em que a expansão ocorre mais ou menos uniformemente por toda a superfície. Comparar com crescimento apical. Crescimento primário Fase do desenvolvimento vegetal que origina novos órgãos e a forma básica da planta. Ele resulta da proliferação celular nos meristemas apicais, seguida do alongamento e da diferenciação celulares. Crescimento secundário Crescimento que ocorre após o alongamento completo do órgão. Ele envolve o câmbio vascular (produtor de xilema e floema secundários) e o felogênio (produtor da periderme). CRIPTOCROMO 1 (CRY1) Flavoproteína envolvida em muitas respostas à luz azul que tem homologia com fotoliase. Antigamente HY4. Cristas Dobras na membrana mitocondrial interna que se projetam para a matriz mitocondrial. Cristas da lâmina Excrescências laminares que surgem nos limites dos domínios adaxial e abaxial, em folhas em mosaico às vezes produzidas por mutantes phan. Cromatina Complexo DNA-proteína encontrado no núcleo em interfase. A condensação da cromatina forma os cromossomos mitóticos e meióticos. Cromóforo Molécula de pigmento absorvente de luz geralmente ligada a uma proteína (uma apoproteína). Cromoplastos Plastídios que contêm concentrações elevadas de pigmentos carotenoides, em vez de clorofila. Os cromoplastos são responsáveis pelas cores amarela, laranja ou vermelha de muitos frutos e flores, além de folhas de outono. Cromossomos Forma condensada da cromatina que se configura no início da mitose e da meiose. CSLA Família de genes tipo celulose sintase (CSL, de celulose sintase-like) que codificam sintases para D-mananos com ligações B-(14). CSLC Família de genes tipo celulose sintase que codificam sintases para a estrutura básica D-glucanos de xiloglucano com ligações B-(1 > 4). CSLD Família de genes tipo celulose sintase, alguns dos quais estão envolvidos na formação de celulose cristalina em pelos de raízes e outras células, enquanto outros estão comprometidos com a síntese de manano. CSLF Família de genes tipo celulose sintase que codificam sintases para D-glucanos com “ligações mistas” B-(153; 154). CSLH Família de genes tipo celulose sintase que codificam sintases para D-glucanos com “ligações mistas” B-(153; 154). Cultivo em solução Técnica de cultivo vegetal sem a presença de solo, pela qual as raízes da planta

são imersas em uma solução nutritiva. Ver também Hidroponia. Curso livre Designação do ritmo biológico característico de um organismo em particular, quando os sinais ambientais são removidos, como na escuridão total. Ver Zeitgebers. D Defesas constitutivas Defesas vegetais sempre imediatamente disponíveis ou operacionais, isto é, defesas que não são induzidas. Defesas induzíveis Respostas de defesa que existem em níveis baixos, antes que seja encontrado um estresse biótico ou abiótico. Deidrinas Proteínas vegetais hidrofílicas que se acumulam em resposta ao estresse pela seca ou a temperaturas baixas. Deiscência Abertura espontânea de uma antera madura ou fruto maduro, liberando seus conteúdos. Densidade de fluxo (49) Taxa de transporte de uma substância s através de uma unidade de área por unidade de tempo. Js pode ter unidades de moles por metro quadrado por segundo (mol ms). Dependente da posição Referente aos mecanismos que operam por modulação

do comportamento de células de uma maneira que depende da posição delas no interior do embrião em desenvolvimento. Desacoplador Composto químico que aumenta a permeabilidade de membranas a prótons e, assim, desacopla a formação do gradiente de prótons da síntese de ATP. Desacoplamento Processo pelo qual as reações acopladas são separadas, de tal modo que a energia liberada por uma reação não fica disponível para acionar a outra reação. Descarregamento do floema Movimento de produtos fotossintéticos dos elementos crivados para as células-dreno, que os armazenam ou metabolizam. Inclui o descarregamento do elemento crivado e o transporte por curta distância. Ver também Carregamento do floema. Descoloração Perda da absorbância característica da clorofila, devido à sua conversão em outro estado estrutural, frequentemente por oxidação. Desestiolação Mudanças rápidas do desenvolvimento, associadas à perda da forma estiolada devido à ação da luz. Ver Fotomorfogênese. Deslizamento Expansão da parede celular dependente do pH. Ele contribui para o alongamento da parede celular, em conjunto com a integração de polímeros e o relaxamento do estresse. Desmotúbulo Túbulo estreito do retículo endoplasmático que passa pelos plasmodesmos e conecta o retículo endoplasmático a células adjacentes. Despolarizado Referente a um decréscimo na diferença de potencial de membrana, geralmente negativa, através da membrana plasmática de células vegetais. Pode ser causada pela ativação de canais aniônicos e pela perda de ânions, como o cloreto do interior da célula, que é negativo em relação ao exterior. Desvio de GABA Rota que suplementa o ciclo do ácido cítrico com a capacidade de formar e degradar GABA. Determinantes As duas regiões codificadoras de proteínas do locus S, uma expressa no pistilo (determinante feminino) e a outra expressa na antera (determinante masculino). D-glucano com ligações B-(1 > 3; 154) Glucano de ligação mista, encontrado em paredes celulares de gramíneas. Ele pode se ligar firmemente à superfície de celulose, produzindo uma rede menos aderente. Dia subjetivo Fase do ritmo que coincide com o período luminoso de um ciclo de luz/escuro precedente, quando um organismo é colocado na escuridão total. Ver Noite subjetiva. Diacilglicerol (DAG) Molécula que consiste da molécula de glicerol de três carbonos à qual, por ligações éster, estão vinculados

covalentemente dois ácidos graxos. Dia-heliotrópico Referente aos movimentos foliares que maximizam a intercepção da luz pelo acompanhamento da trajetória solar e minimizam a superexposição à luz. DICER-LIKE 1 (DCL1) Uma das proteínas nucleares vegetais que converte pri-miRNAs em miRNAs. Dicogamia Produção de estames e pistilos em tempos diferentes em flores bissexuais — uma adaptação que promove a polinização cruzada. Diferença na concentração do vapor d'água Referente à diferença entre a concentração do vapor d'água dos espaços de ar dentro da folha e a do ar fora da folha. Um dos dois fatores principais que impulsionam a transpiração da folha. Diferenciação Processo pelo qual uma célula adquire propriedades metabólicas, estruturais e funcionais que são distintas daquelas da sua célula progenitora. Em plantas, a diferenciação frequentemente é reversível, quando células diferenciadas excisadas são colocadas em cultura de tecido. Difusão Movimento de substâncias devido à agitação térmica aleatória de regiões de energia livre alta para regiões de energia livre baixa (p. ex. da concentração alta para concentração baixa). Difusão da luz nas interfaces Randomização da direção do movimento de fótons dentro de tecidos vegetais devido à reflexão e à refração da luz proveniente de muitas interfaces ar-água. Ela aumenta consideravelmente a probabilidade de absorção de fótons no interior da planta. Difusão facilitada Transporte passivo através de uma membrana usando um carregador. Dinamina Uma GTPase grande que está envolvida na formação de muitas vesículas e organelas, bem como da placa celular. Dioico Referente a plantas com flores estaminadas e pistiladas encontradas em indivíduos diferentes, como o espinafre 771 Glossário (Spinacia sp.) e o cânhamo (Cannabis sativa). Comparar com monoico. Diploide (2n) Possui dois de cada cromossomo; o número cromossômico 2n caracteriza a geração esporofítica. Divisão de entrada Durante a formação das células-guarda, é a divisão assimétrica da célula-mãe meristemoide, originando duas células-filhas morfologicamente distintas: uma célula fundamental da linhagem estomática, maior, e uma meristemoide menor. Divisões ampliadoras Em uma epiderme foliar em diferenciação, é um mecanismo para aumento da quantidade de estômatos em que o meristemoide passa por um número variável de divisões assimétricas, originando até três células fundamentais da linhagem estomática. Divisões de espaçamento Divisões assimétricas das células fundamentais da linhagem

estomática que podem originar os meristemoides secundários durante a padronização dos estômatos. DNA mitocondrial (mtDNA) DNA encontrado nas mitocôndrias. O mtDNA vegetal consiste em aproximadamente 200 a 2.000 kb e é muito maior que genomas mitocondriais de animais ou fungos. Os genes mitocondriais codificam uma diversidade de proteínas necessárias para a respiração celular. Dolicol difosfato Incorporado à membrana do retículo endoplasmático, este lipídeo é o sítio de construção de um oligossacarídeo ramificado (N-acetilglicosamina, manose e glicose), que será transferido para o grupo amino livre de um ou mais resíduos de asparagina de uma proteína no retículo endoplasmático destinada para secreção. Dominância apical Na maioria das plantas superiores, é a inibição do crescimento das gemas laterais (gemas axilares) pelo crescimento da gema apical. Domínio relacionado ao PAS (PRD, PAS-related domain) Na proteína do fitocromo, dois domínios que medeiam a dimerização dele. Domínios (1) Regiões (sequências de nucleotídeos) dentro do gene que são similares a regiões encontradas em outros genes. (2) Regiões de uma proteína (sequência de aminoácidos) com uma estrutura ou função especial. (3) Os três principais grupos taxonômicos dos seres vivos. Domínios LIGHT-OXYGEN-VOLTAGE (LOV) Domínios que são sítios de ligação do cro

 FMN às fototropinas e, portanto, são parte da proteína sensível à luz. Dormência Condição viva em que o crescimento não ocorre sob circunstâncias que normalmente são favoráveis a ele. Dormência da semente Estado em que a semente viva não germinará, mesmo se todas as condições ambientais necessárias para o crescimento estiverem presentes. A dormência introduz um retardo no processo de germinação da semente, propiciando tempo adicional para sua dispersão. Dormência do embrião Dormência da semente que é causada diretamente pelo embrião; ela não se deve a qualquer influência do envoltório (casca) da semente ou de outros tecidos de revestimento. Dormência imposta pelo envoltório Dormência do embrião pelo envoltório da semente (casca) e outros tecidos de revestimento, como endosperma, pericarpo e órgãos extraflorais. Dormência primária Incapacidade de sementes maduras recém-dispersadas germinarem sob condições normais, em geral induzida pelo ácido abscísico (ABA) durante a maturação da semente. Dormência secundária Sementes que perderam sua dormência primária podem se tornar novamente dormentes se expostas a condições desfavoráveis que inibam a germinação por determinado tempo. Dreno Qualquer órgão que importa fotossintatos, incluindo os órgãos que não apresentam produção fotossintética suficiente para sustentar seu próprio crescimento ou necessidades de reserva, como raízes, tubérculos, frutos em desenvolvimento e folhas imaturas. Comparar com fonte. Dreno de auxina Célula ou tecido que capta auxina de uma fonte de auxina próxima. Participa na canalização de auxina durante a diferenciação vascular. Drupa Estrutura similar a uma baga, mas com um endocarpo duro (semelhante a uma concha; caroço) que contém uma semente. Ductos resiníferos de coníferas Dutos ou canais em folhas e tecido lenhoso de coníferas que conduzem compostos defensivos terpenoides. Eles podem ser constitutivos ou sua formação pode ser induzida por respostas de defesa a ferimentos. E Ectomicorrizas Simbioses onde o fungo geralmente forma uma bainha espessa, ou manto, de micélio ao redor das raízes. As células das raízes não são penetradas pelas hifas fúngicas, mas, em vez disso, são envolvidas por uma rede de hifas denominada rede de Hartig. Essa rede proporciona uma grande área de contato que está envolvida nas transferências de nutrientes entre os simbiontes. Efeito de melhora Efeito sinérgico (mais alto) das

luzes vermelha e vermelho-distante na taxa de fotossíntese, comparado à soma das taxas quando os dois comprimentos de onda diferentes são emitidos em separado. Efeito do progenitor de origem Diferença fenotípica na progênie que depende de ela ter sido transmitida pelo progenitor materno ou paterno. Efeito estufa Aquecimento do clima da Terra causado pelo aprisionamento de radiação de comprimento de onda longo pelo CO, e por outros gases na atmosfera. Termo derivado do aquecimento de uma casa de vegetação, resultante da penetração de radiação de comprimento de onda longo através do teto de vidro, da conversão da radiação de onda longa em calor e do bloqueio do calor pelo teto de vidro. Efeito peneira Penetração de luz fotossinteticamente ativa através de várias camadas de células, devido às lacunas entre os cloroplastos, permitindo a passagem da luz. Efetor Molécula que se liga a uma proteína, alterando sua atividade. Os efetores bacterianos são secretados por patógenos, agindo sobre proteínas dentro de uma célula hospedeira. Eficiência do crescimento Crescimento em massa de uma árvore por unidade de área foliar ou massa foliar. Eixo apical-basal Eixo que se estende do meristema apical do caule ao meristema apical da raiz. Eixo primário da planta Eixo longitudinal da planta definido pelas posições dos meristemas apicais do caule e da raiz. Eixo radial Padrão de tecidos concêntricos que se estendem do exterior da raiz ou do caule em direção a seu centro. Elemento de reconhecimento do TFIIB (BRE) Sequência conservada de ligação ao DNA dentro do promotor central que auxilia na regulação da atividade de transcrição de determinado gene. Elemento de resposta à auxina (AuxRE, auxin responsive element) Sequência promotora de DNA que modula a expressão gênica quando ligada por fatores de transcrição responsivos à auxina. Elemento de resposta ao ácido giberélico (GARE, de GA response element) Sequência promotora que confere responsividade ao GA, localizada 200 a 300 pares de bases a montante do sítio de início da transcrição. Elemento distante a montante (FUE, far upstream element) Sequência genética conservada localizada a montante do sítio poli-A em genes eucarióticos. Elemento do promotor-central Porção mínima de um promotor que é requerida para iniciar corretamente a transcrição. Elemento essencial Elemento químico constituinte de uma molécula que é um componente intrínseco da estrutura ou do metabolismo de uma planta. Quando o fornecimento do elemento é limitado, a

planta padece de crescimento, desenvolvimento ou produção anormais. Elemento iniciador (INR) Uma sequência de DNA conservada, encontrada na região do promotor principal (core) de genes eucarióticos. Elemento promotor a jusante (DPE, downstream promotor element) Umtipo distinto de elemento promotor central localizado a aproximadamente 30 nucleotídeos do sítio de início da transcrição. Elementos cis Certas sequências de nucleotídeos na molécula do mRNA pelas quais a estabilidade do mRNA é regulada. Não confundir com sequências atuando no cis no DNA que influenciam a atividade de transcrição. Elementos crivados Células do floema que conduzem açúcares e outros materiais orgânicos através da planta. Eles se referem tanto aos elementos de tubo crivado (angiospermas) quanto às células crivadas (gimnospermas). Elementos de tubo crivado Elementos crivados altamente diferenciados típicos de angiospermas. Comparar com células crivadas. Elementos de vaso Células não vivas condutoras de água, com paredes terminais perfuradas, encontradas em angiospermas e em um pequeno grupo de gimnospermas.

Elementos traqueais Células do xilema especializadas no transporte de água. Eletronegativo Com capacidade de atrair elétrons e, portanto, tem uma carga elétrica levemente negativa. Eliciadores Moléculas de patógenos específicas ou fragmentos de paredes celulares que se ligam a produtos vegetais e, desse modo, sinalizam a defesa da planta contra um patógeno. Ver Genes de avirulência. Embebição Fase inicial da entrada de água em sementes secas que é acionada pelo potencial mátrico componente do potencial hídrico, ou seja, pela ligação da água a superfícies, como a parede celular e macromoléculas celulares. Embriófitas Ver Plantas. Encurtamento do telômero Processo pelo qual o telômero (uma região do DNA na extremidade de um cromossomo que protege o início da sequência da codificação genética contra a degradação) passa por encurtamento. Endocitose Formação de pequenas vesículas a partir da membrana plasmática que se desprendem e se movem para o citosol, onde se fundem com elementos do sistema de endomembranas. Endoderme Camada especializada de células, com uma estria de Caspary; essa camada circunda o sistema vascular em raízes e em alguns caules. Endopoliploidia Poliploidia causada pela replicação dos cromossomos sem divisão do núcleo. Endorreduplicação Ciclos de replicação de DNA nuclear sem mitose, resultando em poliploidização. Endosperma amiláceo Tecido endospérmico triploide de reserva de amido que corresponde à maior parte das sementes de cereais e de outros membros da família das gramíneas. Endossimbiose Teoria que explica a origem evolutiva do cloroplasto e da mitocôndria, mediante o estabelecimento de uma relação simbiótica entre uma célula procariótica e uma célula eucariótica não fotossintetizante simples, seguida de transferência gênica extensa para o núcleo. Endossomos Vesículas precoces na endocitose, que perderam seus revestimentos de clatrina e se afastaram da membrana plasmática, deslocando-se para o interior da célula. Endossomos precoces Vesículas pequenas (100 nm) formadas primeiro na endocitose. Inicialmente, elas são revestidas com clatrina, que é rapidamente perdida. Parte do sistema de endomembranas. Endotélio Camada celular derivada da camada mais interna do tegumento que envolve o saco embrionário e o supre de nutrientes, similar ao tapete (camada na antera). Energia livre de Gibbs Energia disponível para realização de trabalho de

síntese, transporte e movimento em sistemas biológicos. Energia luminosa Energia associada a fótons. Entrenó Porção do caule entre dois nós. Envoltório Sistema de membrana dupla circundando o cloroplasto ou o núcleo. A membrana externa do envoltório do núcleo é contínua com o retículo endoplasmático. Envoltório nuclear Membrana dupla que circunda o núcleo. Enzima ativadora de ubiquitina (E1) Parte da rota de ubiquitinação. Inicia a ubiquitinação pela catálise da adenilação dependente de ATP do C-terminal da ubiquitina. Enzima de conjugação de ubiquitina (E2) Parte da rota de ubiquitinação. Um resíduo de cisteína em E2 recebe a ubiquitina adenililada produzida pela enzima ativadora de ubiquitina, El. Enzima dismutadora (enzima D) Uma das duas enzimas desramificadoras que processa ramificações de oligossacarídeos posicionados inapropriadamente na construção de grânulos de amido. Ela catalisa a transferência de um segmento de D-glucano com ligações a-(1 > 4) para uma nova posição em um aceptor, que pode ser glicose ou um D-glucano com ligações a-(1 + 4). Enzima málica Catalisa a oxidação de malato a piruvato, permitindo que a mitocôndria vegetal oxide malato ou citrato a CO,, sem envolver piruvato gerado por glicólise. Enzimas antioxidativas Proteínas que desintoxicam espécies reativas de oxigênio. Enzimas dessaturases Enzimas que removem hidrogênios em um cadeia de carbono, criando uma ligação dupla entre carbonos ou adicionando um grupo etila para alongar uma cadeia de carbono. 773 Glossário Epiderme Camada mais externa de células vegetais; geralmente, ela é constituída por uma camada de células. Epigenoma Transformações químicas herdáveis em DNA e cromatina, incluindo metilação do DNA, metilação de histonas e acilação, além de sequências do DNA geradoras de sequências de RNA não codificadoras que interferem na expressão gênica. Epigenômica Estudo de todas as modificações epigenéticas de um genoma. Epígeo Um tipo de crescimento de plântulas que resulta na elevação dos cotilédones acima do nível do solo. Equação de Goldman Equação que prediz o potencial de difusão através de uma membrana, como uma função das concentrações e permeabilidades de todos os íons (p. ex. K', Na* e CI) que a permeiam. ERF1 (fator de resposta ao etileno, ethylene response factor!) Gene que codifica uma proteína pertencente à família de fatores de transcrição da proteína de ligação ao ERE. Escamas da gema Folhas pequenas, semelhantes a escamas, que formam um revestimento protetor ao

redor de uma gema dormente. Escape da fotorreversibilidade Perda de fotorreversibilidade pela luz vermelho-distante de eventos mediados pelo fitocromo e induzidos pela luz vermelha, após um período curto. Esclerênquima Tecido vegetal composto de células frequentemente mortas na maturidade, dotadas de paredes espessas com lignificação secundária. Ele atua na sustentação de regiões da planta que concluíram o crescimento. Escotomorfogênese Programa de desenvolvimento de plantas quando a germinação das sementes e o crescimento das plântulas ocorrem no escuro. Escutelo Único cotilédone do embrião de gramíneas especializado na absorção de nutrientes do endosperma. Espaço extracelular Nas plantas, o continuum espacial externamente à membrana plasmática formado pela conexão de paredes celulares, através do qual a água e os nutrientes minerais se difundem facilmente. Ver Apoplasto. Espaço intermembrana Espaço preenchido de fluido entre as duas membranas

774 Glossário mitocondriais ou entre as duas membranas do envoltório do cloroplasto. Espécies reativas de oxigênio (EROs) Elas incluem o ânion superóxido (0, *), o peróxido de hidrogênio (H,0,), o radical hidroxila (OH?º) e o oxigênio singleto. Elas são geradas em diversos compartimentos celulares e podem atuar como sinais ou causar dano a componentes celulares. Espectro de absorção Representação gráfica da quantidade de luz absorvida por uma substância plotada em relação ao comprimento de onda da luz. Espectro deação Representação gráfica da magnitude de uma resposta biológica à luz como uma função do comprimento de onda. Espermatófitas Plantas em que o embrião está protegido e nutrido dentro de uma semente. São as gimnospermas e as angiospermas. Espinhos caulinares Estruturas vegetais pontiagudas que restringem fisicamente a ação de herbívoros e são derivadas de ramos. Espinhos foliares Estruturas vegetais pontiagudas e duras que restringem fisicamente a ação de herbívoros e podem auxiliar na conservação da água. Eles são derivados de folhas. Esporófito Estrutura multicelular diploide (2n) que produz esporos haploides por meiose. Esporos Células reprodutivas, formadas nas plantas por meiose na geração esporofítica. Sem fusão com outras células, elas originam a geração gametofítica. Estabelecimento da plântula Estágio que sucede a germinação da semente, abrangendo a produção das primeiras folhas fotossintetizantes e um sistema de raízes mínimo. Estabilidade proteica Taxa de destruição ou inativação proteica; ela pode contribuir para a regulação da pós-tradução e também exerce um papel importante na atividade global de um gene ou de seu produto. Estado de menor excitação Estado de excitação com a menor energia, alcançado quando uma molécula de clorofila em um estado energético mais alto cede parte de sua energia para seu entorno como calor. Estado fotoestacionário Relativo ao fitocromo sob luz natural, o equilíbrio de 97% Pre 3% Pfr. Estágio de coração Segundo estágio da embriogênese. Estrutura com simetria bilateral, produzida por divisões celulares rápidas em duas regiões de cada lado do futuro ápice caulinar. Ver Estágio globular; Estágio de torpedo. Estágio de torpedo Terceiro estágio da embriogênese. Estrutura produzida pelo alongamento do eixo do embrião no estágio de coração e desenvolvimento posterior dos cotilédones. Ver também Estágio globular; Estágio de coração. Estágio globular Primeiro estágio da embriogênese. Esfera de

células, com simetria radial, mas sem desenvolvimento uniforme, produzida por divisões celulares do zigoto inicialmente sincronizadas. Ver Estágio de coração; Estágio torpedo. Estágio zigótico Produto celular da união de uma oosfera e de um espermatozoide. Estatócitos Células vegetais dotadas de estatólitos, especializadas na percepção da gravidade. Estatólitos Inclusões celulares, como os amiloplastos, que atuam como sensores da gravidade, por terem uma densidade alta em relação ao citosol e sedimentação à base da célula. Esteira rolante (treadmilling) Durante a interfase, processo pelo qual os microtúbulos no citoplasma cortical parecem migrar ao redor da periferia da célula, devido à adição de heterodímeros de tubulina à extremidade mais, na mesma taxa de sua remoção na extremidade menos. Estelo Tecidos da raiz localizados internamente à endoderme. O estelo contém os elementos vasculares da raiz: o floema e o xilema. Esteróis Grupo de lipídeos contendo quatro anéis de hidrocarboneto que residem em membranas vegetais e modificam sua fluidez. Sitosterol e colesterol são esteróis comuns. Esteroleosina Proteína da membrana externa da lâmina lipídica única do corpo lipídico que tem atividade enzimática (desidrogenase) sobre esteróis. Estiolamento Efeitos do crescimento da plântula no escuro, em que o hipocótilo e o caule são mais alongados, os cotilédones e as folhas não se expandem, e os cloroplastos não amadurecem. Estípulas Apêndices pequenos semelhantes a folhas, localizados junto às bases foliares de muitas espécies de dicotiledôneas. Estômato Abertura microscópica na epiderme foliar, que é circundada por um par de células-guarda e que, em algumas espécies, inclui também as células subsidiárias. O estômato regula as trocas gasosas (água e CO;) de folhas por meio do controle de sua fenda (ostíolo). Estratificação Em algumas plantas, é a exigência de temperatura baixa para a germinação das sementes. O termo é derivado da prática antiga de quebrar a dormência, que possibilitava a hibernação das sementes em montículos com alternância de camadas de solo e sementes. Estresse Influências desvantajosas exercidas em uma planta por fatores externos abióticos ou bióticos, como infecções ou calor, água e anoxia. Ele é medido em relação à sobrevivência vegetal, à produtividade de uma cultura, à acumulação de biomassa ou à absorção de CO». Estresse osmótico Estresse imposto às células ou às plantas inteiras quando o potencial osmótico de soluções externas é mais negativo que o da solução no interior da planta.

Estresse salino Efeitos adversos de minerais em excesso nas plantas. Estria de Caspary Faixa nas paredes celulares da endoderme, impregnada com suberina, uma substância hidrofóbica semelhante à cera. Ela impede que água e solutos penetrem no xilema entre as células endodérmicas. Estrigolactonas Hormônios vegetais derivados de carotenoides que inibem a ramificação da parte aérea. Elas também exercem papéis no solo, estimulando o crescimento de micorrizas arbusculares e a germinação de sementes de indivíduos parasíticos, como os de Striga, a origem de seu nome. Estroma Componente fluídico circundando as membranas do tilacoide de um cloroplasto. Estrômulos Protuberâncias das membranas interna e externa do cloroplasto. Etilmetanossulfonato (EMS) Mutagênico químico que causa a adição de um grupo etila a um nucleotídeo, resultando em uma mutação permanente de G/C para A/T naquele sítio. Etioplasto Forma de cloroplasto fotossinteticamente inativa, encontrada em plântulas estioladas. Ele não sintetiza

clorofila ou a maioria das enzimas e proteínas estruturais necessárias para a formação de tilacoides e o funcionamento da fotossíntese. Contém um sistema complexo de túbulos membranosos interconectados, denominado corpo pró-lamelar. Etiquetamento de transpóson Técnica de inserção de um transpóson em um gene, marcando-o, desse modo, com uma sequência conhecida de DNA. Eucromatina Forma de cromatina dispersa e transcricionalmente ativa. Ver também Heterocromatina. Eudicotiledôneas Uma das duas principais classes das angiospermas; esta denominação refere-se ao fato de que as espécies dessa classe têm duas folhas seminais (cotilédones). Evocação floral Eventos ocorrentes no ápice do caule que especificamente incumbem o meristema de produzir flores. Expansinas Classe de proteínas de afrouxamento de parede. Elas aceleram o relaxamento do estresse da parede e a expansão celular, geralmente com uma atividade ótima em pH ácido. Parecem mediar o crescimento ácido. Exportação Movimento de produtos da fotossíntese nos elementos crivados para fora do tecido-fonte. Expressão gênica impressa Genes impressos são expressos predominantemente a partir do alelo materno ou do paterno, diferentemente dos genes não impressos, nos quais os alelos de ambos (maternal e paternal) são expressos igualmente. Extensibilidade da parede Durante a expansão da parede celular primária, é o coeficiente que relaciona a taxa de crescimento à pressão de turgor que excede o limiar de amolecimento. Extremidade mais Extremidade de crescimento rápido ou polimerizante de um polímero citoesquelético. Em microtúbulos no córtex celular, a extremidade mais é o sítio de polimerização, enquanto a extremidade menos é o sítio de despolimerização, resultando no fenômeno de esteira rolante (treadmilling). Em filamentos de actina, a extremidade mais é também chamada de “extremidade farpada”. Em geral, a extremidade mais tem nucleotídeos trifosfatos altamente energéticos ligados a ela (GTP nos microtúbulos e ATP na actina F), enquanto a extremidade menos tem nucleotídeos difosfatos (menos energéticos). Extremidade menos Extremidade geral de um polímero citoesquelético, de crescimento lento, estacionária ou despolimerizante. Em microtúbulos no córtex celular, a extremidade menos é o sítio de despolimerização, enquanto a extremidade mais é o sítio de polimerização, resultando no fenômeno de esteira

rolante (treadmilling). Em filamentos de actina, a extremidade menos também é chamada de “extremidade pontiaguda”. F F; Parte integral de membrana da F9F, -ATP-sintase. FoF,-ATP-sintase Complexo multiproteico associado à membrana mitocondrial interna, que acopla a passagem de prótons através da membrana para a síntese de ATP, a partir de ADP e fosfato. O subscrito “0” em F, refere-se à ligação do inibidor oligomicina. Similar à CF,-CF, ATP-sintase da fotofosforilação. F, Parte da F,F,-ATP-sintase voltada para a matriz de ligação ao ATP. FACKEL (FK) Gene que codifica uma enzima esterol C-14 redutase que parece ser crítica na formação de padrões durante a embriogênese. Os mutantes exibem defeitos na formação de padrões: cotilédones malformados, redução do hipocótilo e da raiz, bem como frequentemente múltiplos meristemas de raízes e caules. Fagóforo Membrana dupla que cerca e isola componentes citoplasmáticos durante a macroautofagia. Família de proteínas JAZ (domínio jasmonato ZIM) Proteínas repressoras transcricionais que são degradadas proteoliticamente após marcação induzida por jasmonato por um complexo ubiquitina E3 ligase. FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL1 (FHY1) Proteína que facilita a entrada de phyA no núcleo em resposta à luz. Fase Em fenômenos cíclicos (rítmicos), qualquer ponto no ciclo reconhecível por sua relação com o ciclo completo, como, por exemplo, as posições máxima e mínima. FaseS Estágio do ciclo celular durante o qual o DNA é replicado; ela sucede a fase G, e precede a fase G,. Fator de transcrição MYC2 Proteína com motivos zíper de leucina e hélice-alça-hélice básicos que liga um promotor G-box estendido. Sua transcrição é indu775 Glossário zida pelo estresse da desidratação e ABA. MYC2 regula funções dependentes do ácido jasmônico (AJ) e algumas respostas à luz. Fator despolimerizante da actina (ADF, actin depolymerizant factor) Pertencente a uma família de proteínas pequenas que ligam filamentos de actina e promovem seu corte e sua despolimerização. Fatores de ação em trans Fatores de transcrição que se ligam às sequências de ação no cis. Fatores de choque térmico Fatores de transcrição que regulam a expressão de proteínas de choque térmico. Fatores de crescimento do meristema da raiz Pequenos peptídeos de sinalização que participam da formação dos pelos da raiz. Fatores de interação do fitocromo (PIFs, de phytochrome interaction factors) Famílias de proteínas de interação de fitocromos que podem ativar e reprimir a transcrição gênica; alguns são alvos da degradação mediada por

fitocromo. Fatores de nodulação Ver Fatores Nod. Fatores de resposta à auxina (ARFs, auxin responsive factors) Família de proteínas que regulam a transcrição de genes específicos envolvidos em respostas à auxina; eles são inibidos por associação com proteínas específicas repressoras de Aux/ AJA, que são degradadas na presença de auxina. Fatores de troca de guanina nucleotídeo (GEFs, guanine nucleotide exchange factors) Proteínas que ativam GTPases inativas mediante substituição de GDP por GTP. Fatores gerais de transcrição Proteínas requeridas pelas RNA-polimerases de eucariotos para o posicionamento adequado no sítio de início da transcrição. Fatores Nod Moléculas de sinalização de oligossacarídeos de lipoquitina ativas na expressão gênica durante a formação de nódulos de nitrogênio. Todos os fatores Nod têm uma estrutura de N-acetil-D-glicosamina de quitina com ligação B-(14) (variando em comprimento de 3 a 6 unidades de açúcar) e uma cadeia de ácidos graxos na posição C-2 do açúcar não redutor. Fecundação Formação de um zigoto (diploide, 2n) a partir da fusão nuclear e celular de dois gametas (haploides, 1n), a oosfera e a célula espermática.

 Fecundação dupla Uma característica de todas as angiospermas pela qual, em conjunto com a fusão de um espermatozoide com o óvulo que origina um zigoto (com número diploide de cromossomos), um segundo gameta masculino funde-se com os núcleos polares no saco embrionário, gerando o tecido endospérmico (com número triploide ou mais alto de cromossomos). Fecundação entre plantas diferentes Reprodução por polinização cruzada de duas plantas com genótipos diferentes. Felema Parte do sistema dérmico secundário (ou periderme) de plantas lenhosas, consistindo em células mortas com paredes secundárias ricas em suberina e lignina. Também chamada de súber. Feloderme Em algumas plantas, uma ou mais camadas de tecido parenquimático derivado do felogênio. Felogênio Ver Câmbio suberoso. Fenocópia Uma planta com características de crescimento produzidas por interferência genética ou química que imitam aquelas encontradas em outro genótipo. Feofitina Clorofila em que o átomo central de magnésio foi substituído por dois átomos de hidrogênio. Fermentação Metabolismo de piruvato na ausência de oxigênio, levando à oxidação do NADH gerado na glicólise a NAD". Ela permite que a produção glicolítica de ATP funcione na ausência de oxigênio. Ferredoxina Proteína pequena, hidrossolúvel, composta de ferro-enxofre, envolvida no transporte de elétrons do fotossistema 1. Ferredoxina-NADP*-redutase (FNR) Flavoproteína associada a membranas que recebe elétrons do fotossistema 1 e reduz NADP* a NADPH. Ferritina Proteína atuante no armazenamento celular de ferro em vários compartimentos, incluindo as mitocôndrias. Fertilizante orgânico Fertilizante que contém elementos nutricionais derivados de fontes naturais, sem quaisquer adições sintéticas. Fertilizantes químicos Fertilizantes que fornecem nutrientes em formas orgânicas. FeS, Proteína ferro-enxofre ligada a membranas que transfere elétrons entre o fotossistema Ie a ferredoxina. FeS, Proteína ferro-enxofre ligada a membranas que transfere elétrons entre o fotossistema Ie a ferredoxina. FeS, Uma subunidade do complexo citocromo b,f contendo ferro e enxofre, envolvida na transferência de elétrons e de prótons. Ver também Proteína Rieske ferro-sulfurosa. FeSy Proteína ferro-enxofre ligada a membranas que transfere elétrons entre o fotossistema Ie a ferredoxina. Fibra Célula de esclerênquima, alongada e afilada, que proporciona suporte

mecânico nas plantas vasculares. Fibra de cromatina de 30 nm Estrutura helicoidal irregular, formada por nucleossomos revestidos com DNA. Fibras do floema Células alongadas e estreitas de esclerênquima, associadas às outras células no floema. Filódio Pecíolo expandido que se assemelha a uma folha e exerce sua função, mas sem uma lâmina verdadeira. Filoma Termo coletivo para todas as folhas de uma planta, incluindo as estruturas que evoluíram delas, como os órgãos florais. Filotaxia Disposição das folhas no caule. Fimbrina Proteína de ligação à actina que reúne filamentos de actina F em feixes filamentosos maiores. Fissão Processo pelo qual as porções de uma membrana se separam da membrana remanescente, formando vesículas. Fitase Durante o crescimento da plântula, é a enzima que decompõe o composto de fitina armazenado nas sementes ricas em fosfato. Fitina Sal de K', Mg" e Ca?! de ácido fítico a (mio-inositol hexafosfato), uma importante forma de reserva de fosfato em sementes. Fitoalexinas Grupo quimicamente diverso de metabólitos secundários com forte atividade antimicrobiana. Elas são sintetizadas após uma infecção e acumulam-se no local desta. Fitocromo Proteína vegetal fotorreceptora e reguladora de crescimento que absorve principalmente as luzes vermelha e vermelho-distante, mas absorve também a luz azul. É a holoproteína que contém o cromatóforo fitocromobilina. Fitocromobilina Cromóforo tetrapirrólico linear do fitocromo. Fitólitos Células individuais que acumulam sílica em folhas ou raízes. Fitômero Unidade de desenvolvimento, consistindo em uma ou mais folhas, o nó em que as folhas estão inseridas, o entrenó abaixo do nó e uma ou mais gemas axilares. Fitoquelatinas Peptídeos de baixo peso molecular, sintetizados pela enzima fitoquelatina sintase a partir da glutationa. Esses peptídeos podem se ligar a uma diversidade de metais (metaloides) e desempenham um papel importante na tolerância de plantas ao As, Cd e Zn. Fixação de nitrogênio Processos natural ou industrial pelos quais o nitrogênio atmosférico N, é convertido em amônia (NH,) ou nitrato (NO,). Flavina adenina dinucleotídeo (FAD) Cofator contendo riboflavina, que passa por uma redução reversível de dois elétrons para produzir FADH,. Flavina mononucleotídeo (FMN) Cofator contendo riboflavina, que passa por uma redução reversível de um ou dois elétrons para produzir FMNH ou FMNH.,. Flipases Enzimas que "projetam" os fosfolipídeos recém-sintetizados. Isso se processa através da bicamada, do lado externo (citoplasmático) da

membrana para o lado interno, assegurando a composição lipídica simétrica da membrana. Floema Sistema que transporta os produtos da fotossíntese, das folhas maduras para áreas de crescimento e armazenamento, incluindo as raízes. Floema de coleta Elementos crivados das fontes. Floema de entrega Elementos crivados das fontes. Floema de transporte Elementos crivados da rota de conexão. Floema secundário Floema produzido pelo câmbio vascular. Florígeno Hipotético e universal hormônio do florescimento, sintetizado pelas folhas e translocado via floema para o meristema apical do caule. Até agora, ele não foi isolado ou caracterizado. FLOWERING LOCUS C (FLC) Gene que reprime o florescimento em Arabidopsis. FLOWERING LOCUS T (FLT) Gene que codifica a proteína que atua como um florígeno em Arabidopsis e outras espécies. Fluência Número de fótons absorvidos por unidade de área de superfície.

Fluorescência Logo após a absorção da luz, é a emissão de luz em um comprimento de onda levemente mais longo (energia mais baixa) do que o comprimento de onda da luz absorvida. Fluxo cíclico de elétrons No fotossistema 1, é o fluxo de elétrons a partir dos aceptores de elétrons, mediante o complexo de citocromos b,f e de volta ao P700, acoplado ao bombeamento de prótons para o lume. Esse fluxo de elétrons energiza a síntese de ATP, mas não oxida água ou reduz NADP*. Folha composta Folha subdividida em folíolos. Folha séssil Folha sem pecíolo, fixada pela lâmina diretamente ao nó. Folha simples Folha com uma lâmina. Folhas Apêndices laterais principais irradiando de caules e ramos. As folhas geralmente são os principais órgãos fotossintetizantes da planta. Folhas vegetativas Apêndices laterais principais dos caules que realizam fotossíntese. Folíolo Subdivisão de uma folha composta. Fonte Qualquer órgão exportador capaz de elaborar produtos fotossintéticos além das suas próprias necessidades, como uma folha madura ou um órgão de reserva. Comparar com dreno. Fonte de auxina Célula ou tecido que, por transporte polar, exporta auxina para outras células ou tecidos. Força motriz de prótons (PMF, proton motive force) Gradiente de potencial eletroquímico para Hº através de uma membrana; ela é expressa em unidades de potencial elétrico. Forissomos Corpos proteicos que se dispersam rapidamente e bloqueiam os elementos de tubos crivados. Ocorrem apenas em certas leguminosas. Formação do fuso Polimerização e alinhamento de um arranjo bipolar de microtúbulos através do núcleo, à medida que o envoltório nuclear se decompõe em plantas. Agrupamentos das extremidades menos de dois arranjos alinhados formam os polos do fuso em qualquer um dos lados do núcleo, enquanto as extremidades mais são encontradas no plano médio do núcleo. Forminas Proteínas que se ligam à actina e a complexos de actina-profilina, iniciando a polimerização do filamento de actina. Fosfatidilinositol bifosfato (PIP,, phosphatidylinositol bisphosphate) Grupo de derivados fosforilados de fosfatidilinositol. Fosfolipase A (PLA, phospholipase A) Enzima que remove uma das cadeias de ácidos graxos de um fosfolipídeo. Fosfolipase C (PLC, phospholipase C) Enzima cuja ação sobre fosfoinositídeos libera inositol trifosfato (InsP.) junto com diacilglicerol (DAG). Fosfolipase D (PLD, phospholipase D) Enzima ativa na sinalização do ABA; ela libera ácido a partir de fosfatidilcolina. Fosforilação em nível de substrato

Envolve a transferência direta de um grupo fosfato de uma molécula de substrato para o ADE, formando ATP. Fosforilação oxidativa Transferência de elétrons para o oxigênio na cadeia mitocondrial de transporte de elétrons, que está acoplada à síntese de ATP a partir de ADP e fosfato pela ATP-sintase. Fotoassimilação Acoplamento da assimilação de nutrientes ao transporte fotossintético de elétrons. Fotoblastia Germinação de sementes induzida pela luz. Fotofosforilação Formação de ATP a partir de ADP e fosfato inorgânico (P). Essa reação é catalisada pela CF,F,-ATP-sintase, usando energia luminosa armazenada no gradiente de prótons através da membrana do tilacoide. Fotoinibição Inibição da fotossíntese por excesso de luz. Fotoinibição crônica Fotoinibição da atividade fotossintética, em que a eficiência quântica e a taxa máxima de fotossíntese são diminuídas. Ela ocorre sob níveis elevados de excesso de luz. Fotoinibição dinâmica Fotoinibição da fotossíntese, em que a eficiência quântica decresce, mas a taxa fotossintética máxima permanece inalterada. Ocorre sob luz moderada, não excessiva. Fotoliase Enzima ativada pela luz azul que repara dímeros de pirimidina em DNA danificado por radiação ultravioleta. Ela contém um FAD e uma pterina. Fotomorfogênese A influência e os papéis específicos da luz no desenvolvimento vegetal. Na plântula, mudanças na expressão gênica induzidas pela luz, para 777 Glossário sustentar o crescimento acima do solo na claridade, em vez do crescimento subterrâneo no escuro. Fotomorfogênese constitutiva 1 (COP1, constitutive photomorphogenesis 1) Repressor constitutivo da fotomorfogênese que interage com fatores promotores da fotomorfogênese como HY5, promovendo sua degradação via rota ubiquitina-proteassomo. Fóton Unidade física descontínua de energia radiante. Fotonastia Movimentos vegetais em resposta à luz não direcional. Fotoperiodismo Resposta biológica ao comprimento e à sincronia do dia e da noite, tornando possível a ocorrência de um evento em determinada época do ano. Fotoproteção Sistema com base em carotenoides para dissipação do excesso de energia absorvida pela clorofila, a fim de evitar a formação de oxigênio singleto e o dano de pigmentos. Envolve quenching. Fotoquímica Reações químicas muito rápidas, nas quais a energia luminosa absorvida por uma molécula provoca a ocorrência de uma reação química. Fotorreceptores Proteínas que são sensíveis à presença da luz e iniciam uma resposta mediante uma rota de sinalização.

Fotorrespiração Absorção de O, atmosférico com uma liberação de CO, pelas folhas iluminadas. O oxigênio molecular serve como substrato para a rubisco, e o 2-fosfoglicolato formado entra no ciclo fotorrespiratório da oxidação do carbono. À atividade do ciclo recupera parte do carbono presente no 2-fosfoglicolato, mas parte é perdida para a atmosfera. Fotorreversibilidade Interconversão das formas Pr e Pfr do fitocromo. Fotossintato Produtos da fotossíntese que contêm carbono. Fotossíntese C, Metabolismo fotossintético do carbono em certas plantas, nas quais a fixação inicial do CO, e sua redução subsequente ocorrem em células diferentes do mesofilo e da bainha do feixe, respectivamente. A carboxilação inicial é catalisada pela fosfoenolpiruvato carboxilase (não pela rubisco, como em plantas C;), produzindo um composto de quatro carbonos (oxalacetato), que é imediatamente convertido em malato ou aspartato.

 Fotossistema | (PSI, photosystem 1) Sistema da fotorreações que tem o máximo de absorção da luz vermelho-distante (700 nm), oxida plastocianina e reduz ferredoxina. Fotossistema II (PSII, photosystem 11) Sistema de fotorreações que tem o máximo de absorção da luz vermelha (680 nm), oxida água e reduz plastoquinona. Opera muito pobremente sob luz vermelho-distante. Fototropinas Fotorreceptores de luz azul que primordialmente regulam o fototropismo, os movimentos dos cloroplastos e a abertura estomática. Fototropinas 1e2 Duas flavoproteínas que são fotorreceptores para luz azul, sinalizando a rota que induz a curvatura fototrópica em hipocótilos de Arabidopsis e em coleóptilos de aveia. Elas também medeiam os movimentos dos cloroplastos e participam da abertura estomática em resposta à luz azul. As fototropinas são proteínas quinase autofosforilantes cuja atividade é estimulada pela luz azul. Fototropismo Alteração dos padrões de crescimento vegetal em resposta à direção da radiação incidente, especialmente da luz azul. Fragmoplasto Reunião de microtúbulos, membranas e vesículas que se estabelece no final da anáfase ou no começo da telófase e precede a fusão das vesículas para formar a placa celular. Frequência (v) Unidade de medida que caracteriza ondas, em especial energia luminosa. Ela representa o número de cristas de ondas que passam por um observador em determinado período. Fruto Em angiospermas, um ou mais ovários maduros contendo sementes e, às vezes, partes adjacentes aderidas. Fungos micorrízicos Fungos que podem formar simbioses micorrízicas com plantas. Fusão Junção de membranas de vesículas ou organelas separadas, geralmente resultando no movimento ou na mistura dos conteúdos delas. Fusão de protoplastos Técnica para incorporar genes estranhos em genomas vegetais mediante fusão de duas células geneticamente distintas, das quais foram retiradas as paredes. Fusão gênica Construção artificial que vincula um promotor de um gene à sequência codificadora de outro gene. Com frequência, inclui um gene repórter como o gene da proteína verde fluorescente (GFP), que produz uma proteína prontamente detectada. Fusicoccina Toxina fúngica que induz acidificação de paredes celulares vegetais por ativação de uma H'-ATPase na membrana plasmática. A fusicoccina estimula o rápido crescimento ácido em cortes de caules e coleóptilos. Ela promove também a

abertura estomática pela estimulação do bombeamento de prótons na membrana plasmática das células-guarda. Fuso mitótico Estrutura mitótica envolvida no movimento dos cromossomos. Polimerizado a partir de monômeros de a-tubulina e B-tubulina formados pela desmontagem da banda pré-prófase no início da metáfase. G G, Fase do ciclo celular que precede a síntese de DNA. G, Fase do ciclo celular que sucede a síntese de DNA. GA 2-oxidase (GA20x) Enzima que desativa giberelinas. GA 3-oxidase (GA30x) Enzima no estágio 3 da rota biossintética de giberelinas. GABA Ácido gama-aminobutírico. GAF Domínio de fitocromo de ligação ao cromatóforo. Galactano Polissacarídeo de parede celular, composto de resíduos de galactose. Galha da coroa Doença da planta que forma um tumor, resultante de infecção de uma ferida do caule por uma bactéria de solo denominada Agrobacterium tumefaciens. Tumor resultante de doença. Gameta Uma célula reprodutiva haploide (In). Gametas não reduzidos Gametas que têm o mesmo número de conjuntos cromossômicos da célula progenitora. Gametófito Estrutura multicelular haploide (In) que produz gametas haploides por mitose e diferenciação. GA-MYB Fator de transcrição eucariótico MYB, implicado na sinalização de GA. O GA-MYB da cevada é similar às três proteínas MYB em Arabidopsis. GC box Sequência de nucleotídeos envolvidos na iniciação da transcrição em eucariotos. Gemas axilares Meristemas secundários que são formados nas axilas de folhas. Se forem também meristemas vegetativos, terão um potencial estrutural e de desenvolvimento semelhante ao do meristema apical vegetativo. As gemas axilares podem também formar flores, como em inflorescências. Gene gun Ver Biobalística. Gene repórter Gene cuja expressão revela visivelmente a atividade de outro gene. Gene desenvolvido para partilhar de outro gene. Genes associados à senescência (SAGs, senescence-associated genes) Genes cujos níveis de expressão aumentam durante a senescência foliar. Genes de avirulência (genes avr) Genes que codificam eliciadores específicos de respostas de defesa vegetal. Genes de identidade de órgãos florais Três tipos de genes que controlam as localizações específicas dos órgãos florais na flor. Genes de nodulação (nod) Genes de rizóbios cujos produtos participam da formação de nódulos. Genes de resistência (genes R) Genes que atuam na defesa vegetal contra fungos, bactérias e nematódeos em alguns casos, mediante codificação de receptores proteicos que se ligam a moléculas

específicas do patógeno, os eliciadores. Genes de resposta precoce Ver Genes de resposta primária. Genes de resposta primária Genes cuja expressão é necessária para a morfogênese vegetal e que são expressos rapidamente logo após a exposição a um sinal luminoso. Com frequência, são regulados pela ativação de fatores de transcrição ligados a fitocromos. A expressão desses genes não exige a síntese de proteínas. Ver Genes de resposta secundária. Genes de resposta secundária Genes cuja expressão requer a síntese proteica e sucede a dos genes de resposta primária. Genes de resposta tardia Ver Genes de resposta secundária. Genes de senescência regulados para baixo (SDGs, senescence down-regulated genes) Genes cujos níveis de expressão declinam durante a senescência foliar. Genes expressos maternalmente (MEGs, maternally expressed genes) Genes

dos quais apenas os alelos maternos são expressos. Genes expressos paternalmente (PEGs, paternally expressed genes) Genes para os quais apenas os alelos paternos são expressos. Genes MADS box Genes codificantes de uma família de fatores de transcrição contendo uma sequência conservada denominada MADS box. Essa é a família que inclui a maioria dos genes homeóticos florais e alguns dos genes envolvidos na regulação do ritmo de crescimento. Genes nodulinos Genes vegetais específicos para a formação de nódulos. Genes relacionados à autofagia (genes ATG) Grupo de genes codificadores de proteínas que são necessárias à autofagia. Genes relacionados à patogênese (PR, pathogenesis-related) Genes codificadores de proteínas pequenas que têm função antimicrobiana ou que atuam na iniciação de respostas defensivas sistêmicas. Genes simbióticos essenciais Genes que codificam componentes da rota simbiótica comum. Geneta Grupo de indivíduos geneticamente idênticos, representantes de plantas, fungos ou bactérias, derivados por clonagem do mesmo ancestral e crescendo na mesma localização geral. Genoma Refere-se a todos os genes em um complemento haploide de cromossomos eucarióticos, em uma organela, um micróbio ou o conteúdo de DNA ou RNA de um vírus. Genoma mitocondrial Ver DNA mitocondrial. Genoma nuclear Complemento completo de DNA encontrado no núcleo. Genoma plastidial Genoma contido nos cloroplastos e em outros plastídios. Os genomas plastidiais carregam um subconjunto de genes para função de plastídios, como alguns daqueles envolvidos na fotossíntese. Geração esporofítica Estágio ou geração no ciclo de vida das plantas que produz esporos. Ele alterna com a geração gametofítica, em um processo chamado de alternância de gerações. Geração gametofítica Estágio ou geração no ciclo de vida das plantas que produz gametas. Ela se alterna com a geração esporofítica, em um processo denominado alternância de gerações. Germinação Eventos que ocorrem entre o início da inibição da semente seca e a emergência do embrião, geralmente a radícula, a partir de estruturas que o envolvem. Pode também ser aplicada a outras estruturas quiescentes, como os grãos de pólen ou os esporos. Germinação precoce Germinação de sementes mutantes vivíparas enquanto ainda fixadas à planta-mãe. Germinação pré-colheita Germinação de sementes do tipo selvagem, fisiologicamente maduras, sobre a planta-mãe, causada por condições atmosféricas

úmidas. Gerontoplasto Em folhas senescentes, é um cloroplasto modificado que passou progressivamente por desempilhamento dos grana, perda de membranas de tilacoides e uma expressiva acumulação de plastoglóbulos compostos de lipídeos. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 Proteína receptora de giberelina no arroz. Giberelinas Grupo grande de hormônios vegetais quimicamente relacionados, sintetizados por um ramo da rota de terpenoides e associados à promoção do crescimento do caule (especialmente em plantas anãs ou em roseta), à germinação de sementes e a muitas outras funções. Gimnospermas Um grupo inicial de espermatófitas. Elas distinguem-se das angiospermas por terem sementes inseridas em cones desprotegidos (nus). Glicano Termo geral para um polímero constituído de unidades de açúcar; ele é sinônimo de polissacarídeo. Glicerofosfolipídeos Glicerolipídeos polares em que a porção hidrofóbica consiste em duas cadeias de ácidos graxos de 16 ou 18 carbonos esterificados nas posições 1 e 2 de uma estrutura de glicerol. O grupo da cabeça polar contendo fosfato é fixado à posição 3 do glicerol. Gliceroglicolipídeos Glicerolipídeos em que açúcares formam o grupo da cabeça polar. Os gliceroglicolipídeos são os glicerolipídeos mais abundantes nas membranas dos cloroplastos. Glicerolipídeos polares Principais lipídeos estruturais em membranas, nos quais a porção hidrofóbica consiste em duas cadeias de ácidos graxos de 16 ou 18 779 Glossário carbonos esterificados nas posições 1 e 2 de um glicerol. Glicina betaína N,N,N-trimetilglicina que atua na proteção contra o estresse hídrico e foi originalmente identificada no açúcar da beterraba (Beta vulgaris). Glicófitas Plantas incapazes de resistir aos sais no mesmo teor que as halófitas. Elas exibem inibição do crescimento, descoloração foliar e perda de massa seca em concentrações de sal no solo acima do limiar. Comparar com halófitas. Glicólise Uma série de reações em que a glicose é parcialmente oxidada para formar duas moléculas de piruvato, sendo produzida uma pequena quantidade de ATP e NADH. Gliconeogênese Síntese de carboidratos pela inversão da glicólise. Glicoproteína N-ligada Glicano ligado a uma proteína por um átomo de nitrogênio. Formada pela transferência de um glicano de 14 açúcares do dolicol-fosfato incorporado à membrana do retículo endoplasmático para o polipeptídeo nascente, à medida que ele entra no lume do retículo endoplasmático. Glicoproteínas Proteínas que têm oligômeros ou polímeros de açúcares ligados covalentemente. Glicose-6-fosfato

desidrogenase Enzima citosólica e plastídica que catalisa a reação inicial da rota oxidativa das pentoses fosfato. Glicosídeos cardíacos Compostos orgânicos glicosilados de defesa vegetal; eles são similares à oleandrina da espirradeira, que é tóxica para animais e inibe os canais de sódio/potássio de provocar contrações nos músculos cardíacos. Glicosídeos cianogênicos Compostos protetores nitrogenados, não alcaloides, que se decompõem, liberando o gás venenoso ácido cianídrico, quando a planta é esmagada. Glicosídeos Compostos contendo açúcar ou açúcares ligados. Glicosilglicerídeos Moléculas lipídicas polares encontradas na membrana do cloroplasto. Nos glicosilglicerídeos não há grupo fosfato, e o grupo da cabeça polar é galactose, digalactose ou uma galactose sulfatada. Glioxilato Aldeído ácido de dois carbonos que é um intermediário do ciclo do glioxilato.

 Glioxissomo Organela encontrada nos tecidos ricos em óleo de sementes, em que os ácidos graxos são oxidados. Um tipo de microcorpo. Glucano Polissacarídeo formado por unidades de glicose. Glucomanano Polissacarídeo formado de unidades de glicose e manose. Glucuronoarabinoxilano Hemicelulose com uma estrutura básica de D-xilose (Xyl) com ligações B-(14) e cadeias laterais contendo arabinose (Ara) e ácido 4-O-metilglicurônico (4-0-Me-D-aGleA). Glucuronoxilano Hemicelulose fundamental em algumas paredes celulares secundárias, consistindo em uma estrutura básica de resíduos de D-xilose com ligações B-(14) e ocasionais cadeias laterais de ácido glicurônico. Glutamato desidrogenase (GDH) Enzima que catalisa uma reação reversível que sintetiza ou desamina o glutamato como parte do processo de assimilação de nitrogênio. Glutamato sintase (GOGAT) Enzima que transfere o grupo amida da glutamina para 2-oxoglutarato, produzindo duas moléculas de glutamato. Também conhecida como glutamina:2-oxoglutarato aminotransferase. Glutamina sintetase (GS) Enzima que catalisa a condensação de amônio e glutamato para formar glutamina. A reação é crucial para a assimilação de amônio em aminoácidos essenciais. Existem duas formas de GS, uma no citosol e outra nos cloroplastos. Glutationa peroxidase Família de enzimas que reduzem peróxido a água e hidroperóxidos lipídicos a alcoóis. GNOM (GN) Gene de Arabidopsis para o desenvolvimento de raízes e cotilédones. Mutante homozigoto de GNOM produz plântulas sem raízes e cotilédones. GOGAT Ver Glutamato sintase. Gradiente de prótons Gradiente de concentração de prótons (íons hidrogênio) através de uma membrana. Usado pelos cloroplastos e pelas mitocôndrias para acionar a produção de ATP. Gradiente eletroquímico de prótons Soma do gradiente de cargas elétricas e do gradiente de pH através da membrana, resultante do gradiente de concentração de prótons. Granum (plural, grana) Pilha de tilacoides no cloroplasto. Gravitropismo Crescimento vegetal em resposta à gravidade, capacitando as raízes ao crescimento descendente em direção ao solo e as partes aéreas ao crescimento em direção oposta. GT43 (família 43 de glicosiltransferase) Grupo de sintases que sintetizam os componentes estruturais de polissacarídeos do tipo xilano. GURKE (GK) Gene envolvido na formação de padrões. Ele codifica uma acetil-CoA-carboxilase, necessária para a própria síntese de

ácidos graxos de cadeias muito longas e esfingolipídeos, que estão envolvidos na própria conformação da porção apical do embrião. Gutação Exsudação de líquido pelas folhas devido à pressão de raiz. H H*-ATPase de membrana plasmática Hº-ATPase que bombeia H* através da membrana plasmática energizada pela hidrólise do ATP. H*-ATPase vacuolar (V-ATPase) Complexo enzimático grande de subunidades múltiplas e relacionado às F;F,-ATPases, presente em endomembranas (tonoplasto, complexo de Golgi). Ele acidifica o vacúolo e supre a força motriz de prótons para o transporte secundário de uma diversidade de solutos para o interior do lume. V-ATPase também atua na regulação do tráfego intracelular de proteínas. H*-pirofosfatase Bomba eletrogênica que move prótons para o vacúolo, energizada pela hidrólise de pirofosfato. Halófitas Plantas que são nativas de solos salinos e completam seus ciclos de vida nesses ambientes. Comparar com glicófitas. Haploide (1n) Possui um único conjunto de cromossomos, diferentemente de ter um conjunto pareado, diploide. Haplótipo S Genes múltiplos, herdados como uma unidade segregante única, que compõem o locus 5. Haustório Extremidade hifal de um ápice de fungo ou raiz de uma planta parasítica que penetra no tecido vegetal hospedeiro. Heading-datel (Hd1) Gene para um homólogo CO que age como um inibidor de florescimento no arroz. Heading-date3a (Hd3a) Gene da proteína FT-like no arroz que é translocada via tubos crivados para o meristema apical, onde estimula o florescimento. Heliotropismo Movimento de folhas na direção do solo ou em direção oposta a ele. Hemiceluloses Grupo heterogêneo de polissacarídeos que se ligam à superfície celulósica, unindo microfibrilas de celulose em uma rede. Geralmente, são solubilizadas por soluções fortemente alcalinas. Herança materna (não mendeliana) Modelo não mendeliano de herança em que a descendência recebe genes apenas de origem materna. Herança uniparental Forma de herança exibida por mitocôndrias e plastídios, significando que a descendência de reprodução sexual (via pólen e oosfera) herda organelas de somente um progenitor. Herbivoria Consumo de plantas ou partes de plantas como fonte de alimentos. Heterocromatina Cromatina que é densamente compactada, de coloração escura e inativa na transcrição; ela é responsável por cerca de 10% do DNA nuclear. Heterocromatização Condensação de eucromatina em heterocromatina, resultando no silenciamento gênico. Heterostilia Condição de possuir dois ou três “morfos” florais diferentes em que

os estames e os pistilos têm comprimentos diferentes. Em flores longistilas, os estames são mais curtos do que os pistilos. Em flores brevistilas, os estames são mais longos do que os pistilos. Hexoses fosfato Açúcares de seis carbonos com grupos fosfato ligados. Hidatódios Aberturas especializadas na margem foliar, associadas a terminações de nervuras, através das quais a seiva do xilema pode ser exsudada quando existe pressão hidrostática positiva naquele sistema condutor. Eles constituem também um sítio de síntese de auxina em folhas imaturas de Arabidopsis. Hidrofilinas Proteínas pequenas que atuam na desidratação/dormência de sementes e nas respostas ao estresse hídrico. Hidroponia Uma técnica de cultivos de plantas cujas raízes ficam submersas em solução nutritiva, sem solo. Hifas enoveladas Estruturas ramificadas de fungos microrrízicos que se formam dentro das células vegetais penetra

das; elas são os sítios de transferência de nutrientes entre o fungo e a planta hospedeira. Também chamadas de arbúsculos. Hiperacumulação Acumulação de metais por uma planta saudável em níveis muito mais altos do que os encontrados no solo e que geralmente são tóxicos a organismos não acumuladores. Hipocótilo Região do caule da plântula abaixo dos cotilédones e acima da raiz. Hipófise Na embriogênese de espermatófitas, a derivada mais apical da célula basal, que contribui para o embrião e fará parte do meristema apical da raiz. Hipógeo Um tipo de crescimento de plântulas em que os cotilédones permanecem abaixo da superfície do solo. Hipótese de Cholodny-Went Mecanismo inicialmente proposto para tropismos que envolvem estimulação da curvatura do eixo da planta por transporte lateral de auxina em resposta a um estímulo, como luz, gravidade ou contato. O modelo original tem sido respaldado e expandido por evidência experimental recente. Hipótese de crescimento em multirrede Referente ao depósito da parede celular durante a expansão da célula. Segundo ela, cada camada de parede sucessiva é esticada e adelgaçada durante a expansão celular, de modo que seria esperado que as microfibrilas fossem reorientadas passivamente na direção do crescimento. Hipótese de Defesa Ótima Hipótese segundo a qual as plantas otimizam a sobrevivência e a reprodução mediante uma gama de adaptações evolutivas que reduzem a herbivoria. Hipótese do amido-estatólito Mecanismo proposto para o gravitropismo, envolvendo a sedimentação de estatólitos nos estatócitos. Hipótese do crescimento ácido Hipótese de que a acidificação da parede celular resultante da extrusão de prótons através da membrana provoca relaxamento e extensão do estresse da parede celular. Hipótese do relógio Hipótese atualmente aceita de como as plantas medem o comprimento da noite. Ela propõe que a cronometragem fotoperiódica depende do oscilador endógeno do ritmo circadiano. Hipótese-guarda Hipótese na qual as proteínas R interagem com efetores de patógenos para impedir interações desses efetores com alvos nas células vegetais. Hipótese mecânica Um tipo de crescimento do tubo polínico que é determinado pela arquitetura do pistilo. Hipótese quimiosmótica Mecanismo pelo qual o gradiente eletroquímico de prótons, estabelecido através de uma membrana por um processo de transporte de elétrons, é usado para acionar a síntese de ATP que requer energia. Ele opera em mitocôndrias e

cloroplastos. Hipótese quimiotrópica Hipótese segundo a qual uma hierarquia de sinais moleculares direciona o tubo polínico para seu destino, estimulando o ápice a crescer em direção ao rudimento seminal. Histogênese Diferenciação de células para produzir tecidos diversos. Histonas Família de proteínas que interagem com DNA, que, ao redor delas, é enrolado, formando um nucleossomo. Homogalacturonano (HG) Este polissacarídeo péctico é um polímero de resíduos de ácido D-galacturônico com ligações B-(1 > 4); também chamado de ácido poligalacturônico. Homólogo D da oxidase da queima respiratória (RBOHD, respiratory burst oxidase homolog D) Enzima que gera superóxido usando NADPH como um doador de elétrons. Idioblasto Célula "especial" que, quanto à forma, ao conteúdo ou ao tamanho, difere significativamente das outras células no mesmo tecido. Importação Movimento de fotossintatos nos elementos crivados para o interior dos órgãos-dreno. Imunidade desencadeada pelo efetor Respostas imunológicas mediadas por nucleotídeo intracelular que liga proteínas de repetição ricas em leucina (NLRs), codificadas pelos genes R. Inativação de EROs Desintoxicação de espécies reativas de oxigênio via interações com proteínas e moléculas aceptoras de elétrons. Indeiscência Ausência de abertura espontânea de uma antera madura ou de um fruto maduro. Indução fotoperiódica Processos regulados pelo fotoperíodo que ocorrem nas folhas, resultando na transmissão de um estímulo floral para o ápice caulinar. Inibidores da a-amilase Substâncias sintetizadas por algumas leguminosas 781 Glossário que interferem na digestão de herbívoros pelo bloqueio da ação da a-amilase, enzima da digestão do amido. Iniciais Grupo de células indeterminadas que se dividem lentamente nos meristemas de raízes e de caules. Seus descendentes afastam-se mediante padrões polarizados de divisão celular e seguem destinos diferentes, contribuindo para a organização radial e longitudinal da raiz ou do caule e para o desenvolvimento de órgãos laterais. Iniciais corticais-endodérmicas Anel de células-tronco que circunda o centro quiescente e gera as camadas corticais e endodérmicas em raízes. Iniciais da columela Localizadas diretamente abaixo do centro quiescente (em posição distal a ele), essas células originam a porção central da coifa. Iniciais da parte lateral da coifa e epiderme Células localizadas ao lado do centro quiescente. Em Arabidopsis, essas iniciais primeiramente apresentam divisões anticlinais e originam células-filhas

(derivadas). A seguir, essas células se dividem de maneira periclinal, formando duas fileiras de células que irão se diferenciar na parte lateral da coifa e na epiderme. Iniciais do estelo Na raiz, células localizadas imediatamente atrás do centro quiescente (proximais a ele) que originam o periciclo e o tecido vascular. Injectissoma Denominação do apêndice do sistema de secreção do tipo III de algumas bactérias patogênicas. Inositol-1,4,5-trifosfato (IP;) Um dos vários mensageiros secundários que desencadeiam a liberação de cálcio a partir das reservas intracelulares. Inserção cotraducional Mecanismo de inserção de uma proteína em uma membrana à medida que ela está sendo formada ou traduzida a partir do mRNA. As proteínas de endomembranas, na maioria, são assim inseridas primeiro no retículo endoplasmático e, após, transportadas para seu destino. Instabilidade dinâmica Sequência de despolimerização catastrófica rápida e resgate mais lento da polimerização na extremidade crescente de microtúbulos, que ocorre quando essa extremidade não está estabilizada com algumas proteínas associadas a microtúbulos (MAPS). Intensidade do dreno Capacidade de um órgão-dreno de mobilizar assimila

782 Glossário dos para si próprio. Ela depende de dois fatores: tamanho e atividade do dreno. Intensificadores Sequências reguladoras positivas localizadas a uma distância de dezenas de milhares de pares de bases do sítio de partida do gene. Os realçadores podem estar localizados a montante ou a jusante do promotor. Interfase Coletivamente, as fases G,, S e G, do ciclo celular. Irradiância Quantidade de energia que incide sobre um sensor plano de área conhecida por unidade de tempo. Ela é expressa em watts por metro quadrado (W m"?). Observar que o tempo (segundos) está contido no termo watt: 1 W = 1 joule ()) s" ou em moles de quanta por metro quadrado por segundo (mol m*s), também referido como taxa de fluência. J JASMONATE-ZIM DOMAIN (JAZ) Repressor transcricional que atua como um controlador para a sinalização do jasmonato. Na presença de AJ (jasmonato, ácido jasmônico), JAZ é degradado, permitindo que reguladores transcricionais positivos ativem genes induzidos por AJ. K Katanina Proteína desestabilizadora de microtúbulos; denominação referente à katana, tipo de espada usada pelos samurais. KNOLLE Proteína de reconhecimento de alvo, envolvida na fusão de vesículas durante a formação da placa celular. Ela pertence à família SNARE de proteínas. L L1 Camada epidérmica distinta, derivada de um conjunto de iniciais no meristema apical do caule. L2 Camada de células subepidérmicas, derivada de um conjunto interno de iniciais no meristema apical do caule. L3 Camada de células, de posição centrale derivada de um conjunto interno de iniciais no meristema apical do caule. Lamela média Camada delgada de material rico em pectina, localizada onde as paredes primárias de células vizinhas entram em contato. Originada como placa celular durante a divisão celular. Lamelas estromais Membranas do tilacoide não empilhadas dentro do cloroplasto. Lamelas granais Membranas dos tilacoides empilhadas dentro do cloroplasto. Cada pilha é denominada granum, ao passo que onde não há pilha as membranas expostas são conhecidas como estroma lamelar. Lâmina Limbo da uma folha. Lâmina foliar Área extensa e expandida da folha; também chamada de lâmina. Látex Solução complexa, muitas vezes leitosa, que é exsudada de cortes de certas espécies vegetais e representa o citoplasma de laticíferos, podendo conter substâncias defensivas. Laticíferos Em muitas plantas, uma rede de células alongadas, diferenciadas separadamente e, com

frequência, interconectadas. Elas contêm látex (por isso, o termo laticífero), borracha e outros metabólitos secundários. Lectinas Proteínas vegetais defensivas que se ligam a carboidratos; ou proteínas contendo carboidratos, inibindo sua digestão por um herbívoro. Leg-hemoglobina Proteína heme que se liga ao oxigênio, encontrada no citoplasma de células infectadas dos nódulos; ela facilita a difusão do oxigênio para a respiração de bactérias simbióticas. Lei da reciprocidade Relação recíproca entre a taxa de fluência (molm? s) e a duração da exposição à luz característica de muitas reações fotoquímicas, bem como algumas respostas do desenvolvimento de plantas à luz. A fluência total depende de dois fatores: a taxa de fluência e o tempo de irradiação. Uma breve exposição luminosa pode ser eficiente com luz brilhante; inversamente, a luz opaca exige um tempo de exposição longo. Também identificada como lei de Bunsen-Roscoe. Lenho de tensão Um tipo de lenho de reação encontrado em dicotiledôneas arborescentes, formado no lado superior de caules ou ramos inclinados ou horizontais. Leucoplastos Plastídios não pigmentados, dos quais o mais importante é o amiloplasto. Ligações de hidrogênio Ligações químicas fracas, formadas entre um átomo de hidrogênio e um átomo de oxigênio ou de nitrogênio. Lignina Polímero fenólico altamente ramificado, com uma estrutura complexa constituída de alcoóis fenilpropanoides que podem estar associados a celuloses e proteínas. Depositada em paredes secundárias, ela auxilia na sustentação, possibilitando o crescimento ascendente e permitindo a condução pelo xilema sob pressão negativa. A lignina tem funções defensivas importantes. Limbo Ver Lâmina. Limiar de amolecimento Valor mínimo de pressão de turgor, no qual começa a extensão mensurável da parede celular. Limite de exclusão por tamanho (SEL, size exclusion limit) Restrição quanto ao tamanho de moléculas que podem ser transportadas via simplasto. Ele é imposto pela largura do envoltório citoplasmático ao redor do desmotúbulo no centro do plasmodesmo. Lisofosfolipídeo Fosfolipídeo do qual um ou os dois grupos de ácido graxo foram removidos. Litocisto Em certas folhas, uma célula com superfície ampliada contendo um cistólito, uma concreção de carbonato de cálcio depositada sobre uma extensão celulósica que pende da parede celular superior. Lóculos Cavidades contendo pólen no interior das anteras. O termo também é aplicado às câmaras dentro do ovário, nas quais as sementes se desenvolvem. Longevidade da semente Duração do

tempo que uma semente pode permanecer dormente sem perda da viabilidade. LUREs Quimioatrativos de pólen de Torenia fournieri, consistindo em polipeptídeos ricos em cisteína. M Macroautofagia Tipo principal de autofagia em plantas, em que organelas especializadas denominadas autofagossomos envolvem os componentes citoplasmáticos e se fundem com o vacúolo. Macrofibrilas Estruturas encontradas em paredes celulares secundárias de traqueídes e fibras, consistindo em cerca de 10 a 20 microfibrilas de celulose agregadas. Manano Hemicelulose constituída de uma estrutura básica de D-manose com ligações B-(14). Manchas de sol Fragmentos de luz solar que passam através de aberturas no dossel até o chão da floresta. É a principal fonte de radiação incidente para as plantas que crescem sob o dossel da floresta.

Manchas necróticas Manchas pequenas de tecido foliar morto. Uma característica da deficiência de fósforo, por exemplo. Marcador genético Sequência de DNA que ocorre em um local conhecido de um cromossomo e que pode ser usada para identificar espécies ou indivíduos. Margo Região porosa e relativamente flexível das membranas de pontoação em traqueídes do xilema de coníferas, circundando um espessamento central denominado toro. Matrixulos Saliências das membranas externa e interna da mitocôndria. Matriz Fase coloidal-aquosa limitada pela membrana interna de uma mitocôndria. Matriz extracelular Termo geral que, em plantas, costuma se referir à parede celular. Medula Tecido fundamental no centro do caule ou da raiz. Megásporo Esporo (haploide, In) que se desenvolve no gametófito feminino. Megastróbilos Estróbilos ou cones que contêm o tecido gametofítico feminino. Meiose “Divisão redutora” pela qual duas divisões celulares sucessivas produzem quatro células haploides (In) a partir de uma célula diploide (2n). Em plantas com alternância de gerações, os esporos são produzidos por meiose. Em animais, que não apresentam alternância de gerações, gametas são produzidos pela meiose. Membrana de pontoação Camada porosa no xilema localizada entre pares de pontoação, consistindo em duas paredes primárias delgadas e a lamela média. Membrana mitocondrial externa Uma das duas membranas mitocondriais, que aparenta ser livremente permeável a todas as moléculas pequenas. Membrana mitocondrial interna Membrana mais interna das duas membranas mitocondriais, contendo a cadeia de transporte de elétrons, F,F,-ATP-sintase e numerosos transportadores. Membrana plasmática Estrutura em mosaico fluido, composta de uma bicamada de lipídeos polares (fosfolipídeos ou glicosilglicerídeos) e proteínas incorporadas, que, juntas, conferem permeabilidade seletiva à membrana. Também chamada de plasmalema. Mensageiro secundário Molécula intracelular (p. ex. AMP cíclico, GMP cíclico, cálcio, IP, ou diacilglicerol) cuja produção foi eliciada por um hormônio sistêmico (o mensageiro primário) ligando a um receptor (frequentemente sobre a membrana plasmática). Ele se difunde intracelularmente para as enzimas-alvo ou para o receptor intracelular, a fim de produzir ou amplificar a resposta. Meristema apical da raiz (MAR) Grupo de células no ápice da raiz que retém a capacidade de proliferação e cujo destino final permanece

indeterminado. Meristema apical do caule (MAC) Meristema do ápice do caule. Ele consiste em zona central (ZC) terminal, contendo células iniciais indeterminadas que se dividem lentamente, zona periférica (ZP) e zona medular (ZM). Na ZM, as células derivadas da ZC dividem-se mais rapidamente e, após, diferenciam-se. Meristema axilar Tecido meristemático nas axilas de folhas que origina gemas axilares. Meristema de espessamento primário Meristema especializado localizado na gema apical abaixo do primórdio foliar de certas monocotiledôneas, como nas palmeiras. Ele serve para o crescimento em espessura do caule, permitindo que o tronco alcance uma altura considerável. Meristema floral Forma órgãos florais (reprodutivos): sépalas, pétalas, estames e carpelos. Ele pode se formar diretamente a partir de meristemas vegetativos ou indiretamente por um meristema de inflorescência. Meristema intercalar Meristema localizado próximo à base, em vez de no ápice de um caule ou de uma folha, como em gramíneas. Meristema limítrofe Zona de transição que separa o primórdio foliar do meristema apical do caule. Meristema primário da inflorescência Meristema que produz o escapo da inflorescência; ele é formado do meristema apical do caule. Meristemas Regiões localizadas de divisões celulares contínuas que permitem o crescimento durante o desenvolvimento pós-embrionário. Meristemas apicais Regiões localizadas nos ápices de caules e raízes compostas de células indiferenciadas, que passam por divisão celular sem diferenciação. 783 Glossário Meristemas marginais Tecidos de proliferação que são ladeados por tecidos diferenciados nas margens de órgãos em desenvolvimento. Meristemas secundários da inflorescência Meristemas da inflorescência que se desenvolvem a partir das gemas axilares na junção do caule com as folhas. Meristemoides Agrupamentos pequenos e superficiais de células em divisão que originam estruturas como tricomas ou estômatos. Mesocótilo Em membros da família das gramíneas, a parte do eixo em alongamento entre o escutelo e o coleóptilo. Mesofilo Tecidos foliares encontrados entre as camadas epidérmicas superior e inferior, consistindo nos parênquimas paliçádico e esponjoso. Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM, crassulacean acid metabolism) Processo bioquímico de concentração de CO, no sítio de carboxilação da rubisco. Encontrado na família Crassulaceae (Crassula, Kalanchoe, Sedum) e em várias outras famílias de angiospermas. No processo CAM, a absorção e a fixação

de CO, ocorrem à noite; a descarboxilação e a redução de CO, liberado internamente ocorrem durante o dia. Metabólitos secundários Compostos que não têm um papel direto no crescimento e no desenvolvimento das plantas, mas funcionam como defesas contra herbívoros e infecção por patógenos microbianos, na atração de animais polinizadores e dispersores de sementes e como agentes na competição entre plantas. Metabolômica Estudo de todos os metabólitos em uma célula, tecido, órgão ou organismo, que são os produtos do metabolismo celular. Metáfase Estágio da mitose durante o qual o envoltório nuclear se desintegra e os cromossomos condensados se alinham na região mediana da célula. Metilação Adição química de grupos metila para alterar estrutura ou função. Uma modificação comum de resíduos de citosina no DNA. Micorriza Associação simbiótica (mutualística) de certos fungos e raízes de plantas, facilitando a absorção de nutrientes minerais pelas raízes. Micorrizas arbusculares Simbioses entre um filo de fungos recentemente descrito, Glomeromycota, e uma gama ampla

hepáticas. Elas facilitam a captação de nutrientes minerais pelas raízes. Microautofagia Tipo de autofagia menos compreendido em plantas, envolvendo a invaginação da membrana do tonoplasto e a formação de pequenas vesículas intravacuolares denominadas corpos autofágicos, que passam por dissolução dentro do vacúolo. Microcorpos Classe de organelas esféricas, circundadas por uma membrana simples e especializadas em uma de várias funções metabólicas, como a B-oxidação de ácidos graxos e o metabolismo de glioxilato (em peroxissomos e glioxissomos, respectivamente). Microfibrila de celulose Estrutura fina semelhante a uma fita, de comprimento indeterminado e largura variável. Ela é composta de cadeias de D-glucanos com ligações B-(1 > 4) firmemente dispostas em arranjos cristalinos, alternadas com regiões amorfas menos organizadas. Proporciona integridade estrutural às paredes celulares de plantas e direciona a expansão celular. Microfilamento Componente do citoesqueleto celular, constituído de actina; ele está envolvido na motilidade de organelas dentro das células. Microgametogênese Processo no grão de pólen que origina gametas masculinos — as células espermáticas. Micrópila Pequena abertura na extremidade distal do óvulo (rudimento seminal), através da qual passa o tubo polínico antes da fecundação. Micro-RNAs (miRNAs) RNAs curtos (21-24nt) que têm estruturas de fita dupla e medeiam a interferência do RNA. Micrósporo Célula haploide (In) que se desenvolve no tubo polínico ou gametófito masculino. Microsporócito Células que se dividem meioticamente para produzir micrósporos. Microsporogênese Processo em que os micrósporos são formados pelo microsporócito. Microstróbilos Estróbilos ou cones que contêm o tecido esporofítico masculino. Microtúbulo Componente do citoesqueleto celular feito de tubulina, um constituinte do fuso mitótico, e importante para a orientação de microfibrilas de celulose na parede celular. Mineralização Processo de decomposição de compostos orgânicos pelos microrganismos do solo que libera nutrientes minerais sob formas assimiláveis pelas plantas. Mitocôndria Organela que é o sítio da maioria das reações no processo respiratório de eucariotos. Mitose Processo celular ordenado pelo qual os cromossomos replicados são distribuídos pelas células-filhas formadas por citocinese. Modelo ABC Proposta para a maneira na qual os genes homeóticos florais controlam a

formação de órgãos nas flores. De acordo com o modelo, a atividade dos órgãos em cada verticilo é determinada por uma combinação única das três atividades dos genes de identidade de órgãos. Modelo de alternância Modelo para a mudança de conformação do fitocromo, da forma Pr para a forma Pfr, em que a rotação do cromóforo faz o grampo p se tornar helicoidal e exercer uma tração na espinha helicoidal. Modelo de aprisionamento de polímeros Modelo que explica a acumulação específica de açúcares nos elementos crivados de espécies com carregamento simplástico. Modelo de canalização Hipótese segundo a qual, à medida que flui pelos tecidos, a auxina estimula e polariza seu próprio transporte, que gradualmente se torna canalizado em filas de células que conduzem para longe das fontes desse hormônio; após, essas filas podem diferenciar-se, formando tecido vascular. Modelo de coincidência Modelo de florescimento em plantas fotoperiódicas, no qual o oscilador circadiano controla o ajustamento do ritmo das fases sensível e insensível à luz durante o ciclo de 24 horas. Modelo de fluxo de pressão Modelo amplamente aceito de translocação no floema de angiospermas. Segundo ele, o transporte nos elementos crivados é acionado pelo gradiente de pressão entre fonte e dreno. O gradiente de pressão é gerado osmoticamente e resulta do carregamento na fonte e do descarregamento no dreno. Modelo do mosaico fluido Estrutura molecular lipídico-proteica comum a todas as membranas biológicas. Uma camada dupla (bicamada) de lipídeos polares (fosfolipídeos ou, em cloroplastos, glicosilglicerídeos) tem uma região interna hidrofóbica similar a um fluido. As proteínas de membrana são incorporadas à bicamada e podem mover-se lateralmente devido às suas propriedades similares às de um fluido. Modelo quaternário Modelo molecular que explica as interações dos genes das classes A, B, C e E na especificação da identidade de órgãos florais durante o florescimento. De acordo com o modelo, os genes MADS box dimerizam, e dois dímeros podem formar um tetrâmero. Hipoteticamente, esses tetrâmeros ligam CArG-boxes em genes-alvo e modificam sua expressão. Modificações epigenéticas Transformações químicas em DNA e histonas que causam mudanças herdáveis na atividade gênica, sem alterar a sequência fundamental do DNA. Monocárpico Referente a plantas geralmente anuais, que produzem frutos apenas uma vez e depois morrem. Monocotiledônea Uma das duas classes de angiospermas, caracterizada por um único cotilédone no embrião.

Monoico Referente a plantas estaminadas e pistiladas encontradas no mesmo indivíduo, como, por exemplo, pepino (Cucumis sativus) e milho (Zea mays). Comparar com dioico. MONOPTEROS (MP) Gene envolvido na padronização embrionária. Ele codifica um fator de resposta à auxina que é necessária para a formação normal de elementos basais, como a raiz e os hipocótilos. Monossomia Tipo de aneuploidia em que está presente somente um cromossomo de determinado tipo. Morfogênese Processo de desenvolvimento que origina a forma biológica. Morfógenos Em animais, substâncias que exercem papéis-chave no fornecimento de indicações posicionais em certos tipos de desenvolvimento dependente da posição. Morte celular programada (MCP) Processo pelo qual células individuais ativam um programa intrínseco de senescência, acompanhado de um conjunto distinto de mudanças morfológicas, similar à apoptose de mamíferos.

Morte celular programada do tipo vacuolar Tipo de morte celular programada associada à senescência do desenvolvimento em células vegetais cujo vacúolo se decompõe, liberando diferentes hidrolases para o citoplasma. Mosaicismo genético Presença de duas ou mais populações de células com genótipos diferentes, causado por mutações somáticas em uma planta que se desenvolveu de um único óvulo fertilizado. Motivos de lisina (LysM) Moléculas contendo N-acetilglicosamina (NAG), derivadas de quitina fúngica, que elicitam respostas vegetais. Movimento dirigido de organelas Movimento de uma organela em determinada direção, que pode ser promovido pela interação com motores moleculares associados ao citoesqueleto. MscS (canal mecanossensível de condutância pequena) Canal iônico controlado mecanicamente que percebe mudanças no volume celular acionadas por osmose ou contato físico com um objeto, herbívoro ou patógeno. Mudança de fases Fenômeno em que os destinos das células meristemáticas são de tal modo alterados que elas passam a produzir novos tipos de estruturas. Murcha Perda de rigidez da planta, levando a um estado flácido, devido à queda a zero da pressão de turgor. Mutante Indivíduo que contém mudanças específicas em sua sequência de DNA e pode mostrar um fenótipo alterado. Mutualismo Relação simbiótica em que ambos os organismos se beneficiam. N NAD(P)H-desidrogenases Termo coletivo para enzimas ligadas à membrana que oxidam NADH ou NADPH, ou ambas, e reduzem quinona. Várias estão presentes na cadeia de transporte de elétrons de mitocôndrias; por exemplo, o complexo I de bombeamento de prótons, mas também enzimas mais simples que não bombeiam prótons. NADH-desidrogenase (complexo 1) Complexo proteico de multissubunidades na cadeia mitocondrial de transporte de elétrons que catalisa a oxidação de NADH e a redução de ubiquinona conectada ao bombeamento de prótons da matriz para o espaço intermediário. Não climatérico Referente a um tipo de fruto que não passa por um climatérico ou aumento respiratório brusco durante o amadurecimento. Não espermatófitas Famílias vegetais que não produzem sementes. NCED Enzima (9-cis-epoxicarotenoide dioxigenase) catalisadora da primeira etapa da biossíntese do ABA, formando um intermediário que é um inibidor de crescimento neutro e tem propriedades fisiológicas similares às do ABA. Necrose Morte que é causada diretamente por dano físico, toxinas ou outros

agentes externos. Necrotrófico Referente à morte de células ou de tecidos por patógenos que atacam sua planta hospedeira, inicialmente pela secreção de enzimas e/ou toxinas degradadoras de paredes celulares. Isso provocará a dilaceração intensa de tecidos e a morte da planta. Nectário extrafloral Nectário formado fora da flor e não envolvido nos eventos da polinização. Nematódeos de nodosidades das raízes Fitoparasitas do gênero Meloidogyne encontrados em solos tropicais e subtropicais. As larvas desses nematódeos infectam as raízes, onde formam nodosidades e causam perdas expressivas nas culturas agrícolas. Nematódeos encistados Nematódeos parasíticos que invadem as raízes e se transformam em um cisto imóvel. O nematódeo Heterodera glycines parasita a soja e representa uma grande ameaça à produção dessa leguminosa. Neocromo Fotorreceptor na alga Mougeotia que consiste em uma fusão entre fitocromo e uma fototropina. Nervura mediana Também conhecida como nervura primária, o primeiro feixe vascular formado que se localiza no meio da lâmina foliar em folhas de dicotiledôneas. Nervura primária Ver Nervura mediana. Nictinastia Movimentos de repouso das folhas. As folhas estendem-se horizontalmente para expor-se à luz durante o dia e fecham-se verticalmente à noite. Nitrato redutase Enzima localizada no citosol que reduz nitrato (NO,) a nitrito (NO,). Ela catalisa a primeira etapa pela qual nitrato absorvido pelas raízes é assimilado na forma orgânica. 785 Glossário Nó Posição do caule onde as folhas são inseridas. Nódulos Órgãos especializados de uma planta hospedeira contendo bactérias simbióticas fixadoras de nitrogênio. Noite subjetiva Fase do ritmo que coincide com o período escuro de um ciclo de luz/escuro precedente, quando um organismo é colocado na escuridão total. Ver Dia subjetivo. Nucelo Tecido materno do ovário que origina o rudimento seminal. Núcleo Organela que contém a informação genética, primordialmente responsável pela regulação do metabolismo, do crescimento e da diferenciação da célula. Nucleoides Organelas e genomas procarióticos que não são circundados por um envoltório nuclear. Nucléolo Região densamente granular no núcleo, onde ocorre a síntese de ribossomos. Nucleoporinas Proteínas que formam o complexo do poro nuclear no envoltório do núcleo. Núcleos polares Dois núcleos haploides no centro do saco embrionário que normalmente se fundem, formando o núcleo diploide da célula central. Nucleossomo Estrutura que consiste em oitos proteínas histonas, ao redor das

quais o DNA está enrolado. Nutrição mineral Estudo de como as plantas obtêm e utilizam os nutrientes minerais. (0) Octante Embrião esférico, globular e dotado de oito células, exibindo simetria radial. Oleosina Proteína específica que reveste os corpos lipídicos. Oligogalacturonanos Fragmentos de pectina (10 a 13 resíduos) resultantes da degradação da parede celular vegetal que elicitam múltiplas respostas de defesa. Eles podem também funcionar durante o controle normal de crescimento e diferenciação da célula. Oligossacarídeos de lipoquitina Moléculas bacterianas sinalizadoras que medeiam a sinalização entre rizóbios (bactérias) e espécies de leguminosas.

 Oligossacarídeos O-ligados Oligossacarídeos que são ligados a proteínas via grupos OH de resíduos de hidroxiprolina, serina, treonina e tirosina. Oligossacarinas Fragmentos resultantes da degradação da parede celular vegetal que afetam a defesa e o crescimento da planta. Oosfera Gameta feminino. Organismos-modelo Organismos que são especialmente acessíveis e convenientes para a pesquisa, fornecendo informação para o teste de hipóteses em outros organismos. Organogênese Formação de estruturas formalmente organizadas durante a embriogênese. Órgãos florais Órgãos das angiospermas envolvidos direta ou indiretamente na reprodução sexual; sépalas, pétalas, estames e carpelos. Osmolaridade Unidade de concentração expressa como moles dos solutos totais dissolvidos por litro de solução (mol L'). Em biologia, o solvente geralmente é a água. Osmose Movimento de água através de uma membrana seletivamente permeável no sentido da região de potencial hídrico mais negativo, Y (concentração da água mais baixa). Oxidase alternativa Enzima na cadeia mitocondrial de transporte de elétrons que reduz oxigênio e oxida ubi-hidroquinona. Oxigênio singleto ('0,) Forma de oxigênio extremamente reativa e danosa, produzida pela reação da clorofila excitada com oxigênio molecular. Ela causa dano em componentes celulares, especialmente lipídeos. Oxilipinas Derivados de ácidos graxos oxigenados que atuam em resposta ao estresse e a patógenos em plantas e animais. P P680 Clorofila do centro de reação do fotossistema IL, que tem o máximo de absorção a 680 nm em seu estado neutro. Aletra P simboliza pigmento. P700 Clorofila do centro de reação do fotossistema 1, que tem o máximo de absorção a 700 nm em seu estado neutro. Aletra P simboliza pigmento. P870 Bacterioclorofila do centro de reação de bactérias fotossintetizantes purpúreas, que tem o máximo de absorção a 870 nm em seu estado neutro. A letra P simboliza pigmento. Padrão de venação Padrão de nervuras de uma folha. Padrões moleculares associados a herbivoros (HAMPs, herbivore-associated molecular patterns) Respostas imunológicas vegetais iniciadas mediante interações com herbívoros. Padrões moleculares associados a patógenos (PAMPs, pathogen-associated molecular patterns) Moléculas originadas de fontes patogênicas que podem iniciar respostas imunológicas. Constituem um subconjunto de padrões moleculares associados a micróbios (MAMPs). Padrões moleculares

associados ao dano (DAMPs, damage associated molecular patterns) Moléculas originárias de fontes não patogênicas que podem iniciar respostas imunológicas. Paleopoliploides Espécies que mostram sinais de duplicações antigas de genoma, seguidas de perda de DNA. Par de pontoações Pontoações adjacentes de células traqueais contíguas. Um caminho de baixa resistência ao movimento de água entre células condutoras. Para-heliotrópico Referente ao movimento das folhas para longe da luz solar incidente. Parasita Organismo que vive sobre ou dentro de um organismo de outra espécie, conhecida como hospedeiro, de cujo corpo ele obtém alimento. Parede celular Estrutura rígida da superfície celular, situada externamente à membrana plasmática, com funções de sustentação, ligação e proteção da célula. Ela é composta de celulose e outros polissacarídeos, além de proteínas. Ver também Paredes celulares primárias e paredes celulares secundárias. Paredes celulares primárias Paredes celulares delgadas (menos de 1 um) que são características de células jovens em crescimento. Sua massa seca possui cerca de 85% de polissacarídeos e 10% de proteínas. Paredes celulares secundárias Paredes sintetizadas por células que concluíram o crescimento. Com frequência, elas apresentam camadas múltiplas e contêm lignina, diferindo da parede primária em composição e estrutura. Elas se formam durante a diferenciação da célula; após, sua expansão cessa. Paredes primárias Ver Paredes celulares primárias. Paredes secundárias Ver Paredes celulares secundárias. Paredes secundárias de tecidos lenhosos Paredes espessadas produzidas dentro da parede celular primária; elas muitas vezes são lignificadas e exercem um papel estrutural na sustentação do peso do caule. Parênquima Tecido vegetal metabolicamente ativo, consistindo em células de paredes delgadas, com espaços intercelulares preenchidos de ar. Parênquima esponjoso Tecido do mesofilo, constituído de células de formas irregulares, localizadas abaixo do parênquima paliçádico e circundadas por grandes espaços intercelulares. Partes aéreas Tecidos localizados sobre a superfície do solo, acima da junção raiz-caule. Geralmente, elas abrangem o caule e as folhas. Partição Distribuição diferencial de produtos da fotossíntese para múltiplos drenos dentro da planta. Partícula de reconhecimento de sinal (PRS) A partícula de reconhecimento de sinal é uma ribonucleoproteína (complexo proteína-RNA) que reconhece e destina proteínas específicas para o retículo endoplasmático em eucariotos. PAS

Domínio de fitocromo que é necessário para a fixação do cromatóforo à proteína. PAS-GAF-PHY Metade N-terminal de fitocromo contendo o domínio fotossensorial. Patógenos biotróficos Patógenos que saem vivos do tecido infectado e apenas minimamente danificados, enquanto o patógeno continua a se alimentar da planta hospedeira. Patógenos hemibiotróficos Patógenos vegetais que mostram um estágio inicial biotrófico, seguido de um estágio necrotrófico, no qual o patógeno causa dano extenso aos tecidos. Patógenos microbianos Organismos bacterianos ou fúngicos que causam doença em uma planta hospedeira. PCR inversa Um tipo de PCR que pode ser usado para amplificar o DNA quando

a sequência de apenas um trecho é conhecida. Pecíolo Pedúnculo da folha que une a lâmina foliar ao caule. Pectinas Grupo heterogêneo de polissacarídeos de parede celular complexos, que formam um gel no qual é incorporada a rede de celulose-hemicelulose. Em geral, contêm açúcares ácidos, como o ácido galacturônico, e açúcares neutros, como ramnose, galactose e arabinose. Frequentemente, elas incluem cálcio como um componente estrutural, permitindo extrações da parede com queladores ou ácidos diluídos. Pelos da raiz Projeções microscópicas de células epidérmicas das raízes que aumentam consideravelmente sua superfície, possibilitando, assim, maior capacidade de absorção de íons e, em uma extensão menor, da água do solo. PEP-carboxilase Enzima citosólica que forma oxalacetato pela carboxilação de fosfoenolpiruvato. Peptídeo de trânsito Sequência de aminoácidos N-terminal que facilita a passagem de uma proteína precursora através das membranas externa e interna de uma organela, como o cloroplasto. O peptídeo de trânsito é, a seguir, cortado. Peptídeo sinal Sequência hidrofóbica de 18 a 30 resíduos de aminoácidos na extremidade aminoterminal de uma cadeia; ele é encontrado em todas as proteínas secretoras e na maioria das proteínas integrais de membrana e permite seu trânsito através da membrana do retículo endoplasmático rugoso. Peptídeos antimicrobianos Peptídeos pequenos, enriquecidos de glicina/cisteína e produzidos por plantas, que inibem o crescimento bacteriano. Pericarpo Envoltório do fruto, derivado da parede do ovário. Periciclo Células meristemáticas que formam a camada mais externa do cilindro vascular no caule ou na raiz, disposta internamente à endoderme. Tecido interno a partir do qual surgem as raízes laterais. Periclinal Referente à orientação da divisão celular, de modo que as novas paredes celulares se formam paralelamente à superfície do tecido. Periderme Conjunto de tecidos, incluindo o felogênio, que constituem a casca externa de caules e raízes durante o crescimento secundário de plantas lenhosas, substituindo a epiderme. Ela também cobre lesões e forma camadas de abscisão após o desprendimento de partes da planta. Período Em fenômenos cíclicos (rítmicos), é o tempo entre pontos comparáveis no ciclo repetitivo, como picos ou depressões. Período de indução Tempo (de latência) decorrido entre a percepção de um sinal e a ativação da resposta. No ciclo de Calvin-Benson, é o

período entre o começo da iluminação e a ativação total do ciclo. Perisperma Tecido de reserva derivado do nucelo, frequentemente consumido durante a embriogênese. Permeabilidade de membrana Extensão na qual uma membrana permite ou restringe o movimento de uma substância. Permeabilidade seletiva Propriedade da membrana que permite a difusão de algumas moléculas através dela em um grau diferente do de outras moléculas. Peroxirredoxinas (Prx) Família de enzimas antioxidantes que inativam peróxidos. Peroxissomo Organela na qual substratos orgânicos são oxidados pelo O,. Essas reações geram H,O,, que é decomposta em água pela enzima peroxissômica catalase. Peroxulos Extensões tubulares dos peroxissomos. Pfr Forma de absorção de luz vermelho-distante de fitocromos, convertida a partir de Pr pela ação da luz vermelha. A Pfr de cor azul-esverdeada é convertida de volta a Pr pela luz vermelho-distante. Pfr é a forma fisiologicamente ativa do fitocromo. PHY Designação da apoproteína do fitocromo (sem o cromatóforo). PIF3 Fator de transcrição hélice-alça-hélice básico que interage com phyA e phyB. Pigmentos acessórios Moléculas absorventes de luz em organismos fotossintetizantes que trabalham com clorofila a na absorção da luz usada para fotossíntese. Abrangem carotenoides, outras clorofilas e ficobiliproteínas. Piruvato desidrogenase Enzima na matriz mitocondrial que descarboxila piruvato, produzindo NADH (a partir de NADS3, CO, e ácido acético na forma de 787 Glossário acetil-CoA (ácido acético ligado à coenzima A). Placa celular Estrutura semelhante à parede que separa células recém-divididas. Ela é formada pelo fragmoplasto e, mais tarde, torna-se a parede celular. Placa de perfuração Paredes terminais perfuradas de elementos de vaso (xilema). Placas crivadas Regiões crivadas encontradas nos elementos de tubo crivado (angiospermas). As placas crivadas têm poros maiores que os de outras áreas crivadas e geralmente são encontradas nas paredes terminais dos elementos de tubo crivado. Planta anual Planta que completa seu ciclo de vida desde a semente até a produção de novas sementes, senesce e morre no período de um ano. Planta bianual Planta que necessita de duas estações de crescimento para florescer e produzir semente. Planta de dia neutro (DNP, day-neutral plant) Planta cujo florescimento não é regulado pelo comprimento do dia. Planta de dias curtos (SDP, short-day plant) Planta que floresce somente em dias curtos (SDP qualitativa) ou com florescimento acelerado por dias curtos (SDP quantitativa).

Planta de dias curtos-longos (SLDP, long-short-day plant) Planta que floresce em resposta a uma mudança de dias longos para dias curtos. Planta de dias curtos-longos (SLDP, short-long-day plant) Planta que floresce somente após uma sequência de dias curtos seguidos por dias longos. Planta de dias longos (LDP, long-day plant) Planta que floresce somente em dias longos (LDP qualitativa) ou cujo florescimento é acelerado por dias longos (LDP quantitativa). Plantas Todas as famílias vegetais, incluindo as plantas avasculares, sem sementes. Plantas avasculares Plantas que não possuem sistemas vasculares, como xilema e floema. Plantas floríferas Ver Angiospermas. Plantas hemiparasíticas Plantas fotossintetizantes que também são parasitas. Plantas holoparasíticas Plantas não fotossintetizantes que são parasitas obrigatórios.

 Plantas perenes Plantas que vivem por mais de dois anos. Plantas tolerantes ao sal Plantas que podem sobreviver ou mesmo se desenvolver em solos altamente salinos. Ver também Halófitas. Plantas vasculares Plantas que têm xilema e floema. Plasmodesmo Canal microscópico delimitado por membrana, conectando células adjacentes através da parede celular e preenchido com citoplasma e uma haste central derivada do retículo endoplasmático e denominada desmotúbulo. Possibilita o movimento de moléculas de uma célula a outra através do simplasto. O tamanho do poro pode aparentemente ser regulado por proteínas globulares que revestem a superfície interna do canal e do desmotúbulo, permitindo que partículas tão grandes quanto vírus possam atravessar. Plasmodesmos primários Extensões tubulares da membrana plasmática, com 40 a 50 nm de diâmetro, que atravessam a parede celular e formam conexões citoplasmáticas entre células com origem mitótica comum. Plasmodesmos ramificados Plasmodesmos que são conectados na parede celular e, por sua vez, conectam células adjacentes entre si (ver Plasmodesmo). Plasmodesmos secundários Plasmodesmos que formam e permitem o transporte simplástico entre células sem relação clonal. Plasmodesmos simples Plasmodesmos que formam uma conexão única, não ramificada, entre duas células adjacentes. Plasticidade Capacidade de ajuste morfológico, fisiológico e bioquímico em resposta a mudanças no ambiente. Plasticidade fenotípica Respostas fisiológicas ou de desenvolvimento de uma planta a seu ambiente. Essas respostas não envolvem mudanças genéticas. Plastídios Organelas celulares encontradas em eucariotos, limitadas por uma membrana dupla e, às vezes, contendo sistemas de membranas extensos. Eles exercem muitas funções diferentes: fotossíntese, armazenamento de amido, armazenamento de pigmentos e transformações de energia. Plastocianina (PC) Proteína pequena (10,5 kDa), hidrossolúvel e contendo cobre, que transfere elétrons entre o complexo citocromo b,f e P700. Essa proteína é encontrada no espaço do lume. Plastoglóbulos Corpos lipídicos que se acumulam dentro dos gerontoplastos durante a senescência foliar. Plasto-hidroquinona (PQH,) Forma totalmente reduzida de plastoquinona. Plúmula Primeira folha verdadeira de uma plântula em crescimento. Polaridade (1) Propriedade de algumas moléculas, como a água, em que as diferenças na eletronegatividade de certos

átomos resulta em uma carga parcial negativa em uma extremidade da molécula e em uma carga parcial positiva na outra extremidade. (2) Referente a extremidades distintas e regiões intermediárias ao longo de um eixo. Tendo como ponto de partida o zigoto unicelular, ocorre o desenvolvimento progressivo de diferenças ao longo de dois eixos: um eixo apical-basal e um eixo radial. Polaridade proximal-distal Polaridade que se desenvolve ao longo do comprimento de uma folha. Pólen Estruturas pequenas (micrósporos) produzidas pelas anteras de espermatófitas. Um de seus núcleos haploides fecundará a oosfera no rudimento seminal. Políades Grandes agrupamentos de pólen que facilitam a transferência em massa de múltiplos grãos durante a polinização mediada por insetos. Policárpico Referente a plantas perenes que produzem frutos muitas vezes. Polinização cruzada Polinização de uma flor pelo pólen da flor de uma planta diferente. Poliploidia Condição de ser poliploide, ou seja, ter um ou mais conjuntos extras de cromossomos. Polirribossomos Ribossomos que são “encadeados” com RNA mensageiro e estão no processo de tradução de proteínas a partir desse mRNA. Polissacarídeos de matriz Polissacarídeos que abrangem a matriz de paredes celulares vegetais. Nas paredes celulares primárias, eles consistem em pectinas, hemiceluloses e proteínas. Pomo Tipo de fruto, como o da maçã, composto de um ou mais carpelos e envolvido por tecido acessório derivado do receptáculo. Ponte triploide Estado genômico transitório e frequentemente instável entre um diploide e um tetraploide, formado pela fusão de um haploide típico com um gameta diploide não reduzido. Ponto de checagem (checkpoint) Ponto-chave de regulação no início da fase G, do ciclo celular que determina se a célula é comprometida com a iniciação da síntese de DNA. Ponto de checagem do fuso Ponto no ciclo celular (metáfase) onde o avanço pelo ciclo é sustado até que os cromossomos sejam fixados corretamente ao fuso mitótico. Ponto de compensação da luz Quantidade de luz que alcança uma folha fotossintetizante, em que a absorção fotossintética de CO, está em exato equilíbrio com a liberação de CO, pela respiração. Ponto de compensação do CO, Concentração de CO, em que a taxa de respiração se iguala à taxa fotossintética. Pontoação Região microscópica onde a parede secundária de um elemento traqueal não está presente e a parede primária é delgada e porosa, facilitando o movimento da seiva entre uma célula e a adjacente. Pontos convergentes Regiões de

concentração máxima de auxina na camada Li do primórdio foliar. Poros nucleares Sítios onde se juntam as duas membranas do envoltório nuclear, formando uma abertura parcial entre o interior do núcleo e o citosol. O poro contém uma estrutura sofisticada de mais de cem proteínas nucleoporinas diferentes que constituem o complexo do poro nuclear. Portão Domínio estrutural da proteína canal que abre ou fecha o canal em resposta a sinais externos, como mudanças de voltagem, ligação hormonal ou luz. Pós-maturação Técnica para quebra da dormência de sementes mediante armazenamento à temperatura ambiente sob condições secas, geralmente por vários meses. Pós-tradução Referente aos eventos ou às modificações que ocorrem após a síntese, ou a tradução, de uma proteína a partir de seu mRNA. Potencial de ação Evento transitório em que a diferença de potencial de membrana sobe rapidamente (hiperpolariza) e cai abruptamente (despolariza). Os po

tenciais de ação, que são desencadeados pela abertura de canais iônicos, podem ser autopropagantes ao longo de fileiras lineares de células, especialmente nos sistemas vasculares de plantas. Potencial de difusão Diferença de potencial (voltagem) que se desenvolve através de uma membrana semipermeável como resultado da permeabilidade diferencial de solutos com cargas opostas (p. ex. Ke CI). Potencial de Nernst Potencial elétrico descrito pela equação de Nernst. Potencial de pressão CP) Pressão hidrostática de uma solução que excede a pressão atmosférica do ambiente. Potencial de soluto Ver Potencial osmótico. Potencial eletroquímico Potencial químico de um soluto carregado eletricamente. Potencial gravitacional Parte do potencial químico causada por gravidade. Ela representa uma parcela apenas insignificante, quando se considera o transporte de água em árvores. Potencial hídrico (7) Potencial hídrico é uma medida da energia livre associada a água por unidade de volume (J m?). Essas unidades são equivalentes a unidades de pressão, como pascais. ” é uma função do potencial de soluto, do potencial de pressão e do potencial gravitacional: ? = P + P, + E. O termo P frequentemente é ignorado, porque ele é desprezível para alturas inferiores a 5 metros. Potencial mátrico (7) Soma do potencial osmótico (7) + pressão hidrostática (7). Útil em situações (solos secos, sementes e paredes celulares) em que é difícil ou impossível a medição separada de Ee 7. Potencial osmótico (P)) Efeito de solutos dissolvidos no potencial hídrico. Também chamado de potencial de solutos. Potencial químico Energia livre associada a uma substância que está disponível para realizar trabalho. Pr Forma de fitocromo que absorve luz vermelha. Essa é a forma na qual o fitocromo está reunido. O Pr de cor azul é convertido pela luz vermelha na forma que absorve luz vermelho-distante, Pfr. Pré-procâmbio Estado intermediário estável entre células fundamentais e células do procâmbio que podem ser detectadas pela expressão de fatores de transcrição específicos. Pré-prófase Na mitose, é o estágio imediatamente anterior à prófase, durante o qual os microtúbulos de G, estão completamente reorganizados em uma banda pré-prófase. Pressão de raiz Pressão hidrostática positiva no xilema de raízes. Pressão de turgor Força por unidade de área em um líquido. Em uma célula vegetal, a pressão de turgor empurra a membrana plasmática contra a parede celular rígida e proporciona uma força

para a expansão celular. Pressão hidrostática Pressão gerada por compressão da água em um espaço restrito. Sua unidade de medida é o pascal (Pa) ou, mais adequadamente, megapascal (MPa). Primeira célula do endosperma Célula endospérmica triploide produzida pela fusão da segunda célula espermática com os dois núcleos polares (ou o núcleo diploide) da célula central. Proantocianidinas Grupo de taninos condensados, presentes em muitas plantas, que servem como substâncias quimicas defensivas contra fitopatógenos e herbívoros. Procâmbio Tecido meristemático primário que se diferencia em xilema, floema e câmbio. Produtividade quântica máxima Razão entre o produto fotossintético e o número de fótons absorvidos por um tecido fotossintetizante. Em uma representação gráfica do fluxo de fótons e da taxa fotossintética, a produtividade quântica é dada pelo declive da porção linear da curva. Produtividade quântica Razão do rendimento de um produto de um processo fotoquímico relacionado ao número total de quanta absorvidos. Prófase Primeiro estágio da mitose (e meiose) antes da dissociação do envoltório nuclear, durante o qual a cromatina se condensa para formar cromossomos distintos. Profilinas Proteínas de ligação à actina que mantêm os monômeros despolimerizados de actina G globular carregados com ATP, de modo que eles podem ser rapidamente reintegrados à actina F. Elas também ligam a forminas; assim, aceleram a formação de actina F a partir das forminas. 789 Glossário Pró-metáfase Estágio inicial da metáfase, em que a banda pré-prófase se desfaz e novos microtúbulos polimerizam para formar o fuso mitótico. Promotor Região do gene que se liga à RNA-polimerase. Promotor proximal lador. Ver Promotor reguPromotor regulador Sequência dentro do gene ou adjacente a ele que regula sua atividade via seu promotor central. Promotor-central (promotor miínimo) Uma das duas partes do promotor eucariótico, consistindo em uma sequência mínima a montante requerida para a expressão gênica. Pró-plastídio Tipo de plastídio imaturo não desenvolvido, encontrado no tecido meristemático. Durante o desenvolvimento, ele pode ser convertido em vários tipos de plastídios especializados, como cloroplastos, amiloplastos e cromoplastos. Propriedades de amolecimento da parede celular Capacidade da parede celular de afrouxar e se estender irreversivelmente de diferentes maneiras em resposta a distintos fatores internos e externos. Propriedades viscoelásticas (fluxo reológico) Propriedades intermediárias entre as

de um sólido e as de um líquido, combinando comportamentos viscoso e elástico. Prótalo Em fetos (pteridófitas), gametófito fotossintetizante independente. Proteassomo 26S Complexo proteolítico grande que degrada proteínas intracelulares, marcadas para destruição, mediante fixação de uma ou mais cópias da ubiquitina, uma proteína pequena. Proteção cruzada Resposta vegetal a um estresse ambiental que confere resistência frente a outro estresse. PROTEIN PHOSPHATASE1 (PP1) Sinalizador intermediário da rota da fototropina durante a abertura estomática induzida pela luz azul. Proteína carotenoide laranja (OCP, de orange carotenoid protein) Proteína solúvel associada à antena de ficobilissomo do fotossistema II em cianobactérias. Proteína carregadora de acil (ACP, acyl carrier protein) Proteína ácida de baixo peso molecular à qual são ligadas covalentemente cadeias de acil em crescimen

790 Glossário to, com participação da enzima ácido graxo sintetase. Proteína dasacopladora Proteína que aumenta a permeabilidade de prótons da membrana mitocondrial interna e, desse modo, reduz a conservação de energia. Proteína G Proteína de ligação ao GTP envolvida na transdução de sinais. Proteína Il de ligação à clorofila de captação de luz (LHCP II, light-harvesting chlorophyll protein Il) Complexo de captação de luz ou complexo antena do fotossistema II. Proteína rica em cisteína do locus S (SCR, S cysteine rich) Proteína rica em cisteína, localizada no invólucro do pólen, que representa o determinante masculino S em Brassicaceae. Proteína Rieske ferro-sulfurosa Subunidade proteica no complexo citocromo bef, em que dois átomos de ferro estão unidos por dois átomos de enxofre, com duas histidinas e duas cisteínas ligantes. Proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA, late embryogenesis abundant) Proteínas envolvidas na tolerância à dessecação. Elas interagem, formando um líquido altamente viscoso com difusão muito lenta e, portanto, reações químicas limitadas. Elas são codificadas por um grupo de genes regulados por estresse osmótico, os quais foram descritos primeiramente em embriões submetidos à dessecação durante a maturação de sementes. Proteínas ancoradas Proteínas que são ligadas à superfície de membrana via moéculas de lipídeos, às quais elas são unidas covalentemente. Proteínas antena clorofilas a/b Proeínas dotadas de clorofila, associadas a um dos dois fotossistemas de organismos eucarióticos. Também conhecidas como proteínas do complexo de captação de luz (proteínas LHC, light-harvesting complex). Proteínas anticongelamento Proteínas que conferem às soluções aquosas a propriedade de histerese térmica. Quando induzidas por temperaturas baixas, essas proteínas vegetais ligam-se às superfícies de cristais de gelo para evitar ou retardar seu crescimento, limitando ou impedindo, assim, o dano por congelamento. Algumas proteínas anticongelamento podem ser idênticas às proteínas relacionadas à patogênese. Proteínas arabinogalactanas (AGPs, arabinogalactan proteins) Família de proteínas de parede celular, hidrossolúveis e altamente glicosiladas (na maioria das vezes, galactose e arabinose) que geralmente representam menos de 1% da massa seca da parede. Algumas podem associar-se à membrana plasmática mediante uma âncora de glicosilfosfatidilinositol. Elas com frequência exibem expressão

específica de tecidos e de células. Proteínas associadas à senescência Proteínas que são sintetizadas especificamente durante a senescência. Proteínas bacterianas semelhantes ao fitocromo (BphPs) Membros de uma ampla família de fitossensores que incluem fitocromos vegetais (família Phy), cianobactérias (Cph1l e Cph2), bactérias purpúreas e outras não fotossintetizantes (BphP), bem como fungos (Fph). Proteínas chaperonas moleculares Proteínas que mantêm e/ou restauram as estruturas tridimensionais ativas de outras macromoléculas. Proteínas de ativação de GTPases (GAPs, GTPases-activating proteins) Proteínas que ativam GTPases mediante promoção da hidrólise de GTP. Proteínas de choque térmico (HSPs, heat shock proteins) Conjunto de proteínas induzidas por uma elevação rápida de temperatura e por outros fatores que levam à desnaturação proteica. A maioria atua como chaperonas moleculares. Proteínas de movimento Proteínas não estruturais, codificadas pelo genoma viral, que facilitam o movimento viral pelo simplasto. Proteínas de reserva da casca (BSPs, bark storage proteins) Proteínas de reserva que se acumulam no parênquima do floema (casca interna) de espécies lenhosas, no final da estação de crescimento, em climas temperados. Na primavera, essas proteínas são mobilizadas para sustentar o crescimento. Proteínas de resistência ao ácido jasmônico (JAR) Proteínas de defesa que são induzidas pelo ácido jasmônico. Proteínas de revestimento Proteínas específicas sobre a superfície de vesículas que determinam a liberação da membrana e dos conteúdos de vesícula ao complexo de Golgi ou ao retículo endoplasmático. COP1, COP2 e clatrina são proteínas de revestimento. Proteínas de transporte Proteínas transmembrana envolvidas no movimento de moléculas ou de íons de um lado de uma membrana para o outro lado. Proteínas dirigentes de domínio Homólogos de uma proteína que posiciona dois substratos do álcool coniferil da dimerização radical oxidativa em determinada conformação estereoespecífica para a formação de (+)-pinorresinol. As proteínas dirigentes têm sido também invocadas em uma hipótese em discussão sobre a formação ordenada da lignina. Proteínas do grupo Polycomb Família de proteínas, encontradas pela primeira vez em Drosophila, que medeiam a remodelação da cromatina, geralmente levando ao silenciamento de genes epigenéticos. Proteínas do tipo PIF (PILs) Proteínas nucleares de ligação do DNA que interagem seletivamente com fitocromos em

suas conformações Pfr ativas. Proteínas F-box Componentes de complexos de ubiquitina E3 ligase. Proteínas integrais de membrana Proteínas incorporadas à bicamada lipídica de membranas. A maioria atravessa a bicamada, de modo que uma parte da proteína interage com um lado da célula, outra parte interage com o centro hidrofóbico da membrana e uma terceira parte interage com o citosol. Proteínas interativas com ROP contendo motivo CRIB (RICs) Proteínas que interagem com ROP1 para regular o crescimento e a polaridade do tubo polínico. Proteínas MYB Classe de fatores de transcrição em eucariotos. Em plantas, é um subgrupo de uma grande família MYB envolvida na sinalização de GA (GA-MYB). Proteínas não enzimáticas Proteínas sem atividade enzimática, incluindo proteínas arabinogalactanas, glicoproteínas ricas em hidroprolina, bem como proteínas sinalizadoras e estruturais variadas. As expansinas estão incluídas nessa categoria. Proteínas P Proteínas do floema que atuam na vedação de células danificadas do floema, obstruindo os poros dos elementos crivados. Elas são abundantes nos elementos crivados da maioria das angiospermas, mas inexistem nas gimnospermas. Antigamente chamadas de “mucilagem”. Proteínas periféricas Proteínas que são ligadas à superfície da membrana por li

gações não covalentes, como ligações iônicas ou ligações de hidrogênio. Proteínas PIN carregadoras de efluxo de auxina Proteínas de transporte em membranas que amplificam correntes direcionais e localizadas de auxina, associadas a desenvolvimento embrionário, organogênese e crescimento trópico. Proteínas sensoras Proteínas vegetais receptoras celulares especializadas que percebem sinais externos e internos. Elas consistem em dois domínios: um domínio de entrada (input), que recebe o sinal ambiental, e um domínio transmissor, que transmite o sinal para o regulador de resposta. Proteoma Conjunto completo de proteínas expressas, em determinado tempo, por uma célula, tecido ou organismo. Proteômica Estudo dos proteomas, incluindo a abundância relativa e as modificações das proteínas. Protoderme Na planta embrionária, camada superficial de células que cobre as duas metades do embrião e dará origem à epiderme. Protofilamentos Heterodímeros de q e B-tubulina polimerizados. Protoplastos de células-guarda Protoplastos preparados a partir de células-guarda, mediante remoção de suas paredes pela aplicação de enzimas que degradam seus componentes. Pseudogenes Genes estáveis, mas não funcionais, aparentemente derivados da mutação de genes ativos. Pulvino Estrutura da folha acionada pelo turgor, encontrada na junção da lâmina com o pecíolo, propiciando uma força mecânica para os movimentos foliares. PYR/PYL/RCARs Família de receptores de ABA solúveis identificados como proteínas que interagem com as proteínas PP2C-fosfatases. Q Quantum (quanta, no plural) Quantidade descontínua de energia contida em um fóton. Quebra da noite Interrupção do período escuro com uma exposição pequena à luz. Ela torna ineficaz o período escuro como um todo. Quelador Composto de carbono que pode formar um complexo não covalente com certos cátions, facilitando sua absorção (p. ex. ácido málico, ácido cítrico). Quenching Processo pelo quala energia armazenada em clorofilas excitadas pela luz é rapidamente dissipada, principalmente pela transferência de excitação ou fotoquímica. Quenching não fotoquímico Dissipação da fluorescência da clorofila por outros processos que não a fotoquímica — a conversão do excesso de excitação em calor. Quimiocianina Pequena proteína secretada no estilete, que atua como uma indicação direcional durante o crescimento do tubo polínico. Quinase 2 relacionada à sacarose não fermentativa

(SnRK2, sucrose non-fermenting related kinase 2) Família de quinases que inclui proteínas quinase ativadas pelo ABA ou proteínas quinase ativadas pelo estresse. Quinases Enzimas que têm a capacidade de transferir grupos fosfato do ATP para outras moléculas. Quinases dependentes de ciclina (CDKs, cyclin dependent kinases) Proteínas quinase que regulam as transições de G, para S e de G, para mitose, durante o ciclo celular. Quociente respiratório (QR) Razão entre a produção de CO, e o consumo de O,. Quorum sensing Sistema de sinais e respostas coordenados pelo qual as populações regulam crescimento e respostas ambientais. Esse mecanismo é comum em organismos microbianos. R Rabs Classe de proteínas de reconhecimento de alvo para a fusão e a fissão (separação) de vesículas e túbulos dentro do sistema de endomembranas. Radícula Raiz embrionária. Geralmente, o primeiro órgão a emergir na germinação. Ráfides Agulhas de oxalato ou carbonato de cálcio que atuam na defesa vegetal. Raios Tecidos de diferentes alturas e larguras, dispostos no xilema e no floema secundários e formados a partir de iniciais radiais do câmbio. Raios proteicos (nos plasmodesmos) Proteínas semelhantes a bastonetes, de natureza desconhecida, que atravessam a conexão (sleeve) citoplasmática no plasmodesmo. Raiz Geralmente localizados abaixo da superfície do solo, tecidos descendentes a partir da junção com a parte aérea, que 791 Glossário ancoram a planta, além de absorverem e conduzirem água e nutrientes minerais para seu interior. Raiz pivotante Raiz principal axial, a partir da qual se desenvolvem raízes laterais. Raiz primária Raiz originada diretamente do crescimento da raiz embrionária ou radícula. Raízes da coroa Raízes adventícias que emergem dos nós inferiores de um caule. Raízes laterais Nascem do periciclo em regiões maduras da raiz, mediante o estabelecimento de meristemas laterais que crescem através do córtex e da epiderme, formando um novo eixo de crescimento. Raízes nodais Raízes adventícias que se formam após a emergência das raízes primárias. Raízes seminais Raízes laterais que se desenvolvem da raiz embrionária ou radícula. Ramificação dicotômica Ramificação que ocorre pela divisão do meristema apical do caule, produzindo dois ramos iguais. Ramnogalacturonano | (RG |) Polissacarídeo péctico abundante que tem uma longa estrutura básica de resíduos alternantes de ramnose e de ácido galacturônico. Ramnogalacturonano II (RG Il) Polissacarídeo péctico com uma estrutura complexa incluindo

resíduos de apiose que podem ter ligações cruzadas por ésteres de borato. Raque Eixo principal de uma folha composta ao qual os folíolos são fixados; eixo principal de uma inflorescência ao qual as flores são fixadas. Razão de Bowen Razão da perda de calor sensível em relação à perda de calor evaporativo, os dois processos mais importantes na regulação da temperatura foliar. Razão de transpiração Razão de água perdida em relação ao ganho de carbono pela fotossíntese. Ela mede a efetividade das plantas em moderar a perda de água enquanto possibilitam a absorção suficiente de CO, para a fotossíntese. Razão entre isótopos de carbono Razão da compensação isotópica “C/C de compostos de carbono, medida pelo emprego de um espectrômetro de massa.

 Reações de fixação do carbono Reações sintéticas ocorrentes no estroma do cloroplasto que usam os compostos altamente energéticos ATP e NADPH para a incorporação de CO, aos compostos de carbono. Reações dos tilacoides Reações químicas da fotossíntese que ocorrem em membranas internas especializadas do cloroplasto (denominadas tilacoides). Essas reações abrangem o transporte fotossintético de elétrons e a síntese de ATP. Receptor de PRS Proteína receptora sobre a membrana do retículo endoplasmático que se liga ao complexo ribossomo-PRS, permitindo que o ribossomo se ancore no poro do translocon, através do qual o polipeptídeo em alongamento entra no lume do retículo endoplasmático. Receptor do tipo quinase (RLKs, receptor-like kinases) Proteínas transmembrana com domínios putativos extracelulares aminoterminais e domínios quinases intracelulares carboxiterminais, que se assemelham aos receptores tirosinas quinase em animais. Muitas RLKs vegetais fosforilam especificamente resíduos de serina ou treonina. Receptor quinase Proteína em uma rota de sinalização que detecta a presença de um ligante, como um hormônio, mediante fosforilação própria ou de outra proteína. Receptor quinase do locus S (SRK, S receptor kinase) Quinase receptora de serina/treonina, localizada na membrana plasmática de células do estigma, que representa o determinante feminino S em Brassicaceae. Receptores de reconhecimento de padrões (PRRs, pattern recognition receptors) Proteínas do sistema imunológico inato primitivo que são associadas a PAMPs e DAMPs. Reciclagem Processo pelo qual o conteúdo da membrana adicionado por fusão é separado e removido por fissão. Rede de Hartig Rede fúngica de hifas que envolvem as células corticais de raízes, mas não penetram nelas. Rede micorrízica Micélio micorrízico comum conectando as raízes de duas ou mais plantas. Rede trans do Golgi (TGN, trans Golgi network) Rede tubular-vesicular que deriva do desprendimento de cisternas trans do complexo de Golgi. Está separada do endossomo em reciclagem inicial, que também é chamado de retículo parcialmente revestido em plantas. Redundância metabólica Referente à característica comum do metabolismo vegetal em que diferentes rotas servem a uma função similar. Elas podem, portanto, ser substituídas umas pelas outras sem perda aparente de função. Região do grampo 6 Motivo estrutural proteico básico que consiste

em dois cordões p em uma posição antiparalela, lembrando um grampo. Também chamada de fita B. Região organizadora de nucléolo (RON) Associada ao nucléolo no núcleo em interfase. Sítio onde porções de um ou mais cromossomos contendo genes, repetidos em série, codificantes para RNA ribossômico são agrupadas e transcritas. Regiões subteloméricas Regiões de um cromossomo em posição imediatamente proximal aos telômeros. Regulação cruzada Referente à interação de duas ou mais rotas de sinalização. Regulação cruzada primária Envolve rotas de sinalização distintas que regulam um componente de transdução compartilhado, de uma maneira positiva ou negativa. Regulação cruzada secundária Regulação pela saída (output) de uma rota de sinalização da abundância ou percepção de um segundo sinal. Regulação cruzada terciária Envolve as saídas de duas rotas de sinalização distintas que exercem influências recíprocas. Regulação pós-transcricional Após a transcrição, é o controle da expressão gênica por alteração da estabilidade do mRNA ou eficiência da tradução. Regulação transcricional Nível de regulação que determina se e quando o RNA será transcrito a partir do DNA. Regulador de resposta Componente dos sistemas reguladores de dois componentes que são compostos de uma proteína sensora histidina quinase e uma proteína reguladora de resposta. Regulons de resposta ao estresse Sequências reguladoras de DNA que atuam coordenadamente em respostas ao estresse. Relaxamento do estresse Afrouxamento seletivo de ligações entre polímeros da parede celular primária, permitindo o deslizamento de um polímero em relação a outro, aumentando simultaneamente a área de superfície de parede e reduzindo nela o estresse físico. Remodelação da cromatina Mudanças estáveis na estrutura da cromatina, realizadas por fatores epigenéticos. Renovação, reciclagem (turnover) Balanço entre a taxa de síntese e a taxa de degradação, geralmente aplicado a proteínas ou RNA. Um aumento na renovação normalmente se refere a um aumento na degradação. Repetição dispersada Tipo de sequência repetida que não é restrita a um único local no genoma. Pode ocorrer como microssatélites ou transpósons. Repetições em série Estruturas heterocromáticas que consistem em sequências de DNA altamente repetitivas. Repressor Proteína que, sozinha ou combinada com outras proteínas, reprime a expressão de um gene. Resgate Quando usado em genética, restauração do crescimento e do desenvolvimento de tipos selvagens. Resistência à difusão

Restrição à difusão livre de gases para fora e para dentro da folha, imposta pela camada limítrofe e pelos estômatos. Resistência à tensão Capacidade de resistir a uma força de tração. A água tem uma resistência alta à tensão. Resistência ao glifosato Capacidade genética de sobreviver à aplicação no campo do herbicida comercial Roundup, que mata plantas indesejadas, mas não prejudica as culturas vegetais resistentes. Resistência da camada limítrofe (r,) Resistência à difusão do vapor d'água devido à camada de ar parado próximo à superfície foliar. Um componente de resistência à difusão. Resistência do espaço de ar intercelular Resistência ou obstáculo que reduz a velocidade de difusão de CO, no interior da folha, da câmara subestomática para as paredes das células do mesofilo. Resistência do mesofilo Resistência à difusão de CO, imposta pela fase líquida no interior das folhas. A fase líquida abrange a difusão a partir dos espaços intercelulares foliares para os sítios de carboxilação no cloroplasto. Resistência estomática Medida da limitação da difusão livre de gases a partir da folha e para o interior dela imposta pela fenda estomática. É o inverso da condutância estomática.

Resistência estomática foliar Resistência à difusão de CO, imposta pelas fendas estomáticas. Resistência sistêmica adquirida (SAR, systemic acquired resistance) Aumento da resistência da planta a uma gama de patógenos após a infecção por um patógeno em determinado local. Resistência sistêmica induzida (ISR, induced systemic-resistance) Defesas vegetais que são ativadas por micróbios não patogênicos, como rizobactérias. Resposta vegetal eliciada por uma infecção localizada, mediada por ácido jasmônico e etileno, leva à resistência a doenças sistêmicas e persistentes; ela é efetiva contra fungos, bactérias e vírus. Respiração aeróbica Oxidação completa de compostos de carbono em CO, e H,0O, usando o oxigênio como o aceptor final de elétrons. A energia é liberada e conservada como ATP. Respiração para crescimento Respiração que proporciona a energia necessária para a conversão de açúcares em blocos estruturais que constituem um novo tecido. Comparar com respiração para manutenção. Respiração para manutenção Respiração necessária para sustentar o funcionamento e a renovação (turnover) de tecidos existentes. Comparar com respiração para crescimento. Resposta autônoma celular Resposta a um estímulo ambiental ou mutação genética que é localizada em uma célula particular. Resposta autônoma não celular Resposta celular a um estímulo ambiental ou mutação genética que é induzida por outras células. Resposta de hipersensibilidade - tipo de MCP Defesa vegetal comum logo após uma infecção microbiana, em que as células em contato imediato com o sítio de infecção morrem rapidamente, privando o patógeno de nutrientes e impedindo sua expansão. Resposta gravitrópica Crescimento iniciado mediante percepção da gravidade pela coifa e o sinal que direciona o crescimento descendente da raiz. Ressonância de spin eletrônico (ESR, electron spin ressonance) Técnica de ressonância magnética que detecta elétrons não pareados em moléculas. Medições instrumentais que identificam carregadores intermediários de elétrons no sistema fotossintético de transporte de elétrons. Retículo endoplasmático cortical Rede de retículo endoplasmático situada sob a membrana plasmática e associada ao citoplasma em pontos de contato específicos. É diferente do retículo endoplasmático interno, que é encontrado mais profundamente no citoplasma e nos cordões transvacuolares. Retículo endoplasmático liso Retículo endoplasmático sem ribossomos associados e geralmente

consistindo em túbulos. Retículo endoplasmático rugoso Retículo endoplasmático ao qual os ribossomos são fixados. Reticulons Classe de proteínas que controlam a transição entre as formas tubular e de cisterna do retículo endoplasmático pela formação de túbulos de "lâminas" de membranas. Retificadores de entrada Referem-se aos canais iônicos que abrem somente em potenciais mais negativos que o potencial de Nernst predominante para um cátion ou mais positivos que o potencial de Nernst predominante para um ânion e, assim, medeiam a corrente de entrada. Retificadores de saída Canais que se abrem somente em potenciais mais positivos que o potencial de Nernst predominante para um cátion ou mais negativos que o potencial de Nernst predominante para um ânion e, portanto, medeiam a corrente de saída. Retrógrado Movimento para trás no transporte ou na sinalização. Retrotranspósons Diferentemente dos transpósons de DNA, eles fazem uma cópia de RNA deles mesmos, que é, então, transcrita invertida em DNA antes de ser inserida em outro local no genoma. Ribossomo Sítio da síntese de proteínas celulares que consiste em RNA e proteína. Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase Ver Rubisco. Ribulose-5-fosfato Na rota das pentoses fosfato, é o produto inicial de cinco carbonos da oxidação da glicose 6-fosfato; em reações subsequentes, ela é convertida em açúcares contendo 3 a 7 átomos de carbono. Rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (PGPR, plant growth promoting rhizobacteria) Bactérias do solo associadas a superfícies das raízes, promovendo o crescimento vegetal pela 793 Glossário produção de reguladores de crescimento e/ou fixação de nitrogênio. Rizóbios Termo coletivo para os gêneros de bactérias do solo, que estabelecem relações simbióticas (mutualísticas) com representantes da família Leguminosae. Rizosfera Microambiente imediato que circunda a raiz. RNA-polimerase Classe de enzimas que se ligam a um gene e o transcrevem em um RNA complementar à sequência de DNA. RNA-polimerase dependente de RNA (RdRP, RNA-dependent RNA polymerase) Classe especial de RNA-polimerases que convertem RNA de fita simples em RNA de fita dupla. RNAs de interferência curtos (siRNAs, small interfering RNAs) RNAs que são estrutural e funcionalmente bastante semelhantes aos miRNAs e também levam à iniciação da rota de interferência do RNA. RNAs de silenciamento associados a repetições (ra-siRNAs, repeat associated small interfering RNAs) Regiões de repetições a partir das quais se originam RNAs de interferência curtos. RNAs não

codificadores de proteínas (ncRNAs) RNAs que não codificam proteínas, mas, em vez disso, podem ser envolvidos na regulação gênica ou ativos na rota do RNA de interferência (RNAi). ROP (tipo Rho de plantas) GTPases Grupo de ATPases que participam no controle do citoesqueleto e no tráfego de vesículas. Rota de transdução de sinal Sequência de processos pela qual um sinal extracelular (em geral, luz, um hormônio ou um neurotransmissor) interage com um receptor junto à superfície celular, causando uma alteração no nível de um mensageiro secundário e essencialmente uma mudança no funcionamento celular. Rota do RNA de interferência (RNAi) Processo de silenciamento gênico dependente de RNA, controlado pelo complexo de silenciamento induzido pelo RNA (RISO) e iniciado no citoplasma por moléculas curtas de RNA de fita dupla. Rota eucariótica No citoplasma, a série de reações para a síntese de glicerolipídeos. Ver também Rota procariótica. Rota oxidativa das pentoses fosfato Rota citosólica e plastídica que oxida gli

794 Glossário cose e produz NADPH e muitos açúcares fosfato. Rota procariótica No cloroplasto, uma série de reações para a síntese de glicerolipídeos. Ver também Rota eucariótica. Rota simbiótica comum Sequência de eventos celulares comuns em raízes, constatada na formação de micorrizas e na nodulação de raízes. Rota ubiquitina-proteassomo Mecanismo para a degradação específica de proteínas celulares envolvendo duas etapas descontínuas: a poliubiquitinação de proteínas via ubiquitina ligase E3 e a degradação pelo proteassomo 268 da proteína marcada. Rotas respiratórias não fosforilantes Componentes da cadeia respiratória mitocondrial não conectados ao bombeamento de prótons (p. ex., a oxidase alternativa). Rubisco Acrônimo para a enzima ribulose bisfosfato carboxilase/oxigenase, presente no cloroplasto. Em uma reação de carboxilase, a rubisco usa CO, atmosférico e ribulose-1,5-bifosfato para formar duas moléculas de 3-fosfoglicerato. Ela ambém funciona como uma oxigenase, que incorpora O, à ribulose-1,5-bifosfato, produzindo uma molécula de 3-fosfoglicerato e outra de 2-fosfoglicerato. A competição entre CO, e O, por ribulose-1,5-bifosfato limita a fixação líquida de CO,. S Sacarose Dissacarídeo que consiste em uma molécula de glicose e uma de frutose unidas por uma ligação éter entre C-1 na subunidade glicosil e C-2 na subunidade frutosil. O nome químico completo é a-D-glicopiranosil-(12)-pD-frutofuranosídeo. A sacarose é a forma de transporte dos carboidratos (p. ex. no floema entre a fonte e o dreno). Segregação vegetativa Uma consequência importante da herança de organelas (cloroplastos, mitocôndrias) é que uma célula vegetativa (não gamética) pode originar outra célula vegetativa via mitose. Essa célula é geneticamente diferente porque uma célula-filha pode receber organelas com um tipo de genoma, enquanto a outra recebe organelas com informação genética diferente. Semente ortodoxa Semente que consegue tolerar a dessecação e permanecer viável após armazenamento em um estado seco. Sementes recalcitrantes Sementes que são liberadas da planta com um conteúdo de água relativamente alto e metabolismo ativo; como consequência, elas se deterioram sob secagem e não sobrevivem ao armazenamento. Senescência Processo ativo de desenvolvimento, geneticamente controlado, em que estruturas celulares e macromoléculas são decompostas e translocadas do órgão senescente (folhas, normalmente) para regiões de crescimento

ativo, que servem como drenos de nutrientes. Ela é iniciada por influências ambientais e regulada por hormônios. Senescência da planta inteira Morte da planta inteira, em vez da morte de células, tecidos ou órgãos individuais. Senescência foliar sazonal Padrão de senescência foliar em árvores decíduas de climas temperados, em que todas as folhas passam por senescência e abscisão no outono. Senescência foliar sequencial Padrão de senescência foliar no qual existe um gradiente desde o ápice de crescimento do caule até as folhas mais antigas na base. Sequência polimórfica Sequência que varia entre os membros de uma população ou espécie. Sequenciamento de RNA (RNA-seg) Técnica para medir a abundância de todos os transcritos dentro de uma amostra de RNA. Sequências atuando no cis Sequências de DNA que ligam fatores de transcrição e são adjacentes (cis) às unidades de transcrição que elas regulam. Não confundir com elementos cis. Sequências de DNA microssatélite Grupo de repetições heterocromáticas dispersadas que consistem em sequências curtas de dois nucleotídeos, repetidas centenas ou mesmo milhares de vezes. Também conhecidas como repetições simples de sequências. Sequências do promotor regulador Elementos de sequência que são parte do promotor central. Sequências promotoras reguladoras distais Localizadas a montante das sequências promotoras proximais, essas sequências atuando no cis podem exercer controle positivo ou negativo sobre os promotores eucarióticos. Sequências simples repetidas (SSRs, simple sequence repeats) ou microssatélites Grupo de repetições dispersadas heterocromáticas que consistem em sequências curtas de dois nucleotídeos, repetidas centenas ou mesmo milhares de vezes. Também conhecidas como microssatélites. Sideróforos Moléculas pequenas secretadas por plantas não gramíneas e alguns micróbios, para quelar ferro, que, após, penetra nas células da superfície da raiz. Silenciamento transcricional induzido por RNA (RITS, RNA induced transcriptional silencing) Inativação direcionada do RNA mensageiro, quando uma curta sequência de RNA de interferência hibridiza para formar um híbrido de fita dupla. Simbiose Estreita associação de dois organismos em uma relação que pode ou não trazer benefícios mútuos. Com frequência, aplicada à relação benéfica (mutualística). Ver Mutualismo. Simplasto Sistema contínuo de protoplastos interconectados por plasmodesmos. Simporte Um tipo de transporte ativo em que duas substâncias são movidas na mesma direção através da membrana.

Sinal de localização nuclear Sequência específica de aminoácidos necessária para que uma proteína entre no núcleo. Sincício Célula multinucleada que pode resultar de fusões múltiplas de células uninucleadas, geralmente em resposta à infecção viral. Sincronização Sincronização do período de ritmos biológicos por fatores controladores externos, como a luz e o escuro. Sinérgides As duas células adjacentes da oosfera do saco embrionário, uma das quais é penetrada pelo tubo polínico após a entrada no rudimento seminal. Sistema de cultivo em película de nutrientes Uma forma de cultura hidropônica em que as raízes da planta se situam sobre a superfície de uma câmara e a solução nutritiva cobre as raízes com uma camada delgada ao longo dessa câmara. Sistema dérmico Sistema que cobre o exterior do corpo da planta; a epiderme ou a periderme. Sistema ferredoxina-tiorredoxina Três proteínas do cloroplasto (ferredoxina, ferredoxina-tiorredoxina redutase, tiorredoxina). A ação combinada dessas três proteínas usa o poder redutor do sistema fotossintético de transporte de elétrons para reduzir as ligações proteicas de dis

sulfeto, por uma cascata de trocas tiol/ dissulfeto. Como resultado, a luz controla a atividade de várias enzimas do ciclo de Calvin-Benson. Sistemas reguladores de dois componentes Rotas de sinalização comuns em procariotos. Em geral, elas abrangem uma proteína sensora histidina quinase ligada à membrana que percebe sinais ambientais e uma proteína reguladora que medeia a resposta. Embora raros em eucariotos, os sistemas de dois componentes estão envolvidos na sinalização do etileno e da citocinina. Sítio de montagem de fagóforos Sítio celular onde o fagóforo é montado durante a autofagia. Sítios de saída do retículo endoplasmático (ERESs, endoplasmic reticulum exit sites) Sítios especializados no retículo endoplasmático, caracterizados pela proteína de revestimento COPII, a partir da qual ocorre a transferência de vesículas para o complexo de Golgi. SNAREs Classe de proteínas de reconhecimento de alvos para fusão e fissão (com separação) seletivas de vesículas e túbulos dentro do sistema de endomembranas. Solução de Hoagland Solução nutritiva para o crescimento vegetal, formulada originalmente por Dennis R. Hoagland. Solução nutritiva Solução que contém apenas sais inorgânicos e sustenta o crescimento de plantas à luz solar, sem solo ou matéria orgânica. Solutos compatíveis Compostos orgânicos que são acumulados no citosol durante o ajuste osmótico. Os solutos compatíveis não inibem enzimas citosólicas como o fazem altas concentrações de íons. Entre os exemplos de solutos compatíveis, estão prolina, sorbitol, manitol e glicina betaína. Sorbitol Açúcar-álcool formado pela redução do aldeído da glicose. Sorting-out Ver Segregação vegetativa. STOMAGEN Peptídeo produzido pelo mesofilo e liberado para a epiderme que atua como um regulador positivo da densidade estomática. Súber Ver Felema. Suberina reforçada 1 (ESB1) Proteína envolvida na restrita formação de lignina na estreita faixa da parede celular que constitui a estria de Caspary na endoderme. Mutantes no gene ESB1 são caracterizados por uma expansão da lignificação além da estria de Caspary, bem como níveis elevados de suberina na raiz. Subfuncionalização Processo pelo qual a evolução atua sobre duplicatas gênicas, fazendo uma cópia ser perdida ou mudar de função, enquanto a outra retém sua função original. Substratos da quinase do fitocromo (PKSs, de phytochrome kinase substrates) Proteínas que participam da regulação de fitocromos via fosforilação direta ou via

fosforilação por outras quinases. Succinato desidrogenase (complexo II) Complexo proteico de multissubunidades na cadeia de transporte mitocondrial de elétrons que catalisa a oxidação de succinato e a redução de ubiquinona. Suco vacuolar Conteúdos fluídicos de um vacúolo, que podem incluir água, íons inorgânicos, açúcares, ácidos orgânicos e pigmentos. Superóxido dismutase Enzima que converte radicais superóxido em peróxido de hidrogênio. Super-resfriamento Condição em que a água celular permanece líquida devido a seu conteúdo de solutos, mesmo sob temperaturas de vários graus abaixo do ponto teórico de congelamento. Suspensor Na embriogênese de espermatófitas, é a estrutura que se desenvolve da célula basal, logo após a primeira divisão do zigoto. Ele sustenta o embrião que se desenvolve da célula apical e da hipófise, mas não é parte dele. T Tamanho do dreno Peso total do dreno. Taninos condensados Taninos que são polímeros de unidades de flavonoides. Eles requerem o uso de ácido forte para hidrólise. Tapete Camada de células secretoras que reveste o lóculo da antera e contribui para a formação da parede celular do pólen. TATA box Localizada a aproximadamente 25 a 35 pb a montante do sítio de partida transcricional, esta sequência curta TATAAA(A) serve como sítio de montagem para o complexo de iniciação da transcrição. Taxa de transferência de massa Quantidade de material que passa por determinada secção transversal do floema, ou 795 Glossário de elementos crivados, por unidade de tempo. Tecido fundamental Tecidos vegetais internos, muito diferentes dos tecidos vasculares (de transporte). Tecidos vasculares Tecidos vegetais especializados para o transporte de água (xilema) e produtos fotossintéticos (floema). Telófase Estágio final da mitose (ou meiose) anterior à citocinese, durante o qual a cromatina descondensa, o envoltório nuclear se reorganiza e a placa celular se estende. Telomerase Enzima que repara as extremidades dos cromossomos após a divisão celular e evita seu encurtamento. Telômeros Regiões de DNA repetitivo que formam as extremidades de cromossomos e as protegem de degradação. Tensão Pressão hidrostática negativa. Tensão superficial Força exercida por moléculas de água junto à interface ar-água, resultante das propriedades de coesão e adesão de moléculas de água. Essa força minimiza a superfície da interface ar-água. Teoria do balanço dos hormônios Hipótese segundo a qual a dormência e a germinação da semente são reguladas pelo ABA e giberelina. Teoria

endossimbiótica Ver Endossimbiose. Território cromossômico Região específica dentro de um núcleo que é ocupada por um cromossomo. Testa Camada externa da semente, derivada do tegumento do rudimento seminal. Tétrade Um par de cromossomos homólogos replicados que apresentam sinapses. Ela consiste em quatro cromátides. Tigmotropismo Crescimento vegetal em resposta ao toque. Ele possibilita o crescimento de raízes ao redor de rochas e a ascensão de lianas ao redor de estruturas de suporte. Tilacoides Membranas especializadas do cloroplasto; elas são internas, contêm clorofila e nelas ocorrem a absorção de luz e as reações químicas da fotossíntese. Tiorredoxina Proteína pequena (aproximadamente 12 kDa) e ubíqua cujas cisteínas do sítio ativo participam de reações de troca de tiossulfeto.

 Tolerância à dessecação Capacidade da planta de funcionar enquanto desidratada. Tolerância interna Mecanismos de tolerância que atuam no simplasto (em oposição aos mecanismos de exclusão). Tonoplasto Membrana vacuolar. Toro Espessamento central encontrado na membrana de pontoação de traqueídes da maioria das gimnospermas. Toxina HC Tetrapeptídeo cíclico que permeia células, produzido pelo patógeno do milho Cochliobolus carbonum, que inibe histonas desacetilase. Traço foliar Porção do sistema vascular primário do caule que diverge para uma folha. Tradução Processo pelo qual uma proteína específica é sintetizada de acordo com a informação da sequência codificada pelo mRNA. Transcitose Redireção de uma proteína secretada de um domínio de membrana dentro de uma célula para outro domínio polarizado. Transcrição Processo pelo qual a informação da sequência de bases no DNA é copiada em uma molécula de RNA. Transcriptoma Complemento completo de RNA expresso por uma célula, tecido ou organismo em determinado momento. Ele inclui mRNA, tRNA, rRNA e qualquer outro RNA não codificante. Transcriptômica Estudo de transcriptomas. Transferência de energia Nas reações luminosas da fotossíntese, é a transferência direta de energia de uma molécula excitada, como o caroteno, para outra molécula, como a clorofila. A transferência de energia pode também ocorrer entre moléculas quimicamente idênticas, como de clorofila para clorofila. Transferência de energia por ressonância de fluorescência Mecanismo físico pelo qual a energia de excitação é transmitida do pigmento que absorve a luz para o centro de reação. Transgene Gene estranho ou alterado que foi inserido em uma célula ou em um organismo. Transgênica Planta expressando um gene estranho introduzido por técnicas de engenharia genética. Translocação (1) Na síntese proteica, é o movimento de proteína de seu sítio de síntese (citoplasma) para a membrana ou o lume de uma organela. (2) Movimento de fotossintatos das fontes para os drenos, no floema. Translocons Canais proteicos de membrana no retículo endoplasmático rugoso que formam associações com receptores de PRS (partícula de reconhecimento de sinal) e permitem que proteínas sintetizadas nos ribossomos entrem no lume do retículo endoplasmático. Transpiração Evaporação da água da superfície de folhas e caules. Transportador de fosfato Proteína na membrana plasmática

específica para a absorção de fosfato pela célula. Transporte Movimento molecular ou iônico de um local para outro. Ele pode envolver a passagem através de uma barreira de difusão, como uma ou mais membranas. Transporte apoplástico Movimento de moléculas pelo continuum celular chamado de apoplasto. As moléculas podem deslocar-se através das paredes celulares de células adjacentes unidas e, dessa forma, movem-se por toda a planta sem atravessar a membrana plasmática. Transporte ativo Uso de energia para mover um soluto através de uma membrana contra um gradiente de concentração, um gradiente potencial ou ambos (potencial eletroquímico). Transporte ascendente. Transporte ativo primário Ligação direta de uma fonte metabólica de energia — como a hidrólise de ATP, a reação de oxidação-redução ou a absorção de luz — ao transporte ativo por uma proteína carregadora. Transporte ativo secundário Transporte ativo que usa a energia armazenada na força motriz de prótons ou outro gradiente iônico e opera por meio de simporte ou antiporte. Transporte de curta distância Transporte por uma distância que corresponde ao diâmetro de apenas duas ou três células. Ele é envolvido no carregamento do floema, quando os açúcares se movimentam do mesofilo para a vizinhança das nervuras menores da folha-fonte, e no descarregamento do floema, quando os açúcares se movem das nervuras para as células-dreno. Transporte de longa distância Translocação através do floema para o dreno. Transporte de massa Translocação de água e solutos por fluxo de massa a favor de um gradiente de pressão, como no xilema ou floema. Transporte eletrogênico Transporte iônico ativo que envolve o movimento líquido de carga através de uma membrana. Transporte eletroneutro Transporte ativo de íons que não envolve qualquer movimento líquido de carga através de uma membrana. Transporte passivo Difusão através de uma membrana. Movimento espontâneo de um soluto através de uma membrana, na direção de um gradiente de potencial (eletro) químico (do potencial mais alto para o mais baixo). Transporte a favor de um gradiente de concentração. Transporte polar de auxina Corrente direcional de auxina que atua no desenvolvimento programado e em respostas do crescimento plástico. O transporte polar de auxina por longa distância mantém a polaridade geral do eixo vegetal e fornece auxina na direção de correntes localizadas. Transporte simplástico Transporte intercelular de água e solutos através dos plasmodesmos. Transposase Enzima

que catalisa o movimento de uma sequência de DNA a partir de um sítio para outro diferente na molécula de DNA. Transpóson autônomo Transpóson que pode se mover por si próprio sem a necessidade de outros elementos transponíveis. Transpósons (elementos transponíveis) Elementos de DNA que podem se mover ou ser copiados de um sítio no genoma para outro sítio. Transpósons de DNA Grupo dominante de repetições dispersadas encontradas na heterocromatina, podendo se mover ou ser copiadas de um local para outro dentro do genoma da mesma célula. Transpósons não autônomos Transpósons que necessitam de outros elementos de transposição para se moverem. Traqueídes Células fusiformes condutoras de água, com extremidades afiladas e dotadas de pontoações. Essas células, não perfuradas, são encontradas no xilema de angiospermas e gimnospermas.

Traqueófita Ver Planta vascular. Trato transmissor Trajeto de crescimento do tubo polínico do estigma até a micrópila do ovário. Triacilgliceróis Três grupos acil graxo, esterificados a três grupos hidroxila de glicerol. Gorduras e óleos. Tricoblastos Células epidérmicas da raiz que têm a capacidade de se diferenciar em pelos. Tricomas Estruturas similares a pelos, unicelulares ou multicelulares, que se diferenciam a partir de células epidérmicas de partes aéreas e raízes. Os tricomas podem ser estruturais ou glandulares e atuam em respostas vegetais bióticas ou abióticas. Trifina (tryphine) Substância pegajosa, adesiva, rica em proteínas, ácidos graxos, ceras e outros hidrocarbonetos, que reveste a camada de exina de paredes celulares do pólen. Trifosfato de adenosina (ATP, adenosine triphosphate) Principal transportador de energia química na célula, sendo convertido por hidrólise em difosfato de adenosina (ADP) ou monofosfato de adenosina (AMP). Triglicerídeos Ver Triacilgliceróis. Trioses fosfato Grupo de açúcares fosfato de três carbonos. Trissomia Tipo de aneuploidia em que existem três cópias de um tipo de cromossomo, em vez de duas normais. Troca catiônica Substituição de cátions minerais adsorvidos à superfície de partículas do solo por outros cátions. Tropismo Crescimento vegetal orientado, em resposta a um estímulo direcional percebido de luz, gravidade ou contato. Tubo crivado Tubo formado pela junção das paredes terminais de elementos de tubo crivado individuais. Tubulina Família de proteínas citoesqueléticas de ligação ao GTP com três membros: a-tubulina, B-tubulina e y-tubulina. A a-tubulina forma heterodímeros com a B-tubulina, que polimerizam e formam microtúbulos. A B-tubulina é exposta na extremidade mais de crescimento e passa por hidrólise do GTP, ao passo que o GTP não é hidrolisado na a-tubulina. A iniciação dos microtúbulos é mediada pela y-tubulina, que constitui um “iniciador” (primer) aneliforme para a construção do microtúbulo em sua extremidade menos. Túnica Camadas celulares externas do meristema apical do caule. A camada mais externa da túnica origina a epiderme do caule. U Ubiquinona Transportador móvel de elétrons da cadeia mitocondrial de transporte de elétrons. Química e funcionalmente, ela é similar à plastoquinona na cadeia fotossintética de transporte de elétrons. Ubiquitina Polipeptídeo pequeno, ligado covalentemente a proteínas pela enzima ubiquitina ligase, usando energia proveniente

do ATP; serve como um sítio de reconhecimento para um grande complexo proteolítico, o proteassomo. Ubiquitina ligase (E3) Complexos SCF que são parte da rota de ubiquitinação. Ela se liga a proteínas destinadas à degradação. Resíduos de lisina sobre E3 recebem ubiquitina do conjugado de enzima ativadora de ubiquitina (E2) e ubiquitina. UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8) Receptor de proteínas que medeia diferentes respostas vegetais à radiação UV-B. V Vacúolos associados à senescência Vacúolos ácidos e pequenos que aumentam em quantidade durante a senescência no mesofilo (parte da folha) nas células-guarda, mas não nas células epidérmicas aclorofiladas. Embora sejam distintos dos corpos que contêm rubisco, esses vacúolos contêm rubisco e outras enzimas do estroma, que são capazes de degradação diretamente, independentemente da maquinaria autofágica. Vacúolos de reserva de proteínas Vacúolos pequenos especializados que acumulam proteínas de reserva, geralmente nas sementes. Vacúolos líticos Análogos aos lisossomos de células animais, eles liberam enzimas hidrolíticas que degradam constituintes celulares durante a senescência e a autofagocitose. Variegação Condição em que as folhas mostram padrões de branco e verde. Ela é produzida por segregação vegetativa e pode ser causada por mutações em genes nucleares, mitocondriais ou de cloroplastos. 797 Glossário Vaso Sequência de dois ou mais elementos de vaso (xilema). Velocidade de translocação Taxa de movimento de materiais nos elementos crivados (floema) expressa como a distância linear percorrida por unidade de tempo. Vernalização Trata-se da necessidade de temperatura baixa para o florescimento em algumas espécies. O termo é derivado da palavra vernalis, referente à “primavera”. Verticilo Pertencente ao padrão concêntrico de um conjunto de órgãos que são iniciados ao redor dos flancos do meristema. Vigor híbrido (heterose) Aumento do vigor frequentemente observado na descendência de cruzamentos entre duas variedades endogâmicas da mesma espécie vegetal. Vilina Proteína de ligação da actina que reúne filamentos de actina F. Viviparidade Germinação precoce de sementes no fruto, enquanto este continua fixado à planta. Voláteis de folhas verdes Derivados de lipídeos, constituídos de uma mistura de aldeídos de seis carbonos, alcoóis e ésteres, liberada pelas plantas em resposta ao dano mecânico. Volicitina Composto volátil, produzido pela lagarta-da-beterraba (Spodoptera exigua) durante o forrageio de gramíneas

hospedeiras, que atrai a vespa parasitoide generalista Cotesia marginiventris. X Xantofilas Carotenoides envolvidos no quenching não fotoquímico. A xantofila zeaxantina associa-se ao estado sob quenching do fotossistema II, e a violaxantina associa-se ao estado que não está sob quenching. Xilano Polímero do açúcar xilose de cinco carbonos. Xilema Sistema vascular que transporta água e íons da raiz para as outras partes da planta. Xilema secundário Xilema produzido pelo câmbio vascular. Xilogênio (xylogen) Fator similar ao proteoglicano que estimula a diferenciação do xilema em cultura de células em suspensão de zínia. Na zínia, ele está concentrado nas extremidades apicais das

 paredes celulares de elementos traqueais em diferenciação. Xiloglucano Hemicelulose com uma estrutura básica de resíduos de D-glicose com ligações B-(14) e cadeias laterais curtas, que contêm xilose, galactose e, às vezes, fucose. O xiloglucano é a hemicelulose mais abundante nas paredes primárias da maioria das plantas (em gramíneas, está presente, mas é menos abundante). Xiloglucano endotransglicosilase/hidrolases (XTHs) Grande família de enzimas, incluindo a xiloglucano-endotransglicosilase (XET), que tem a capacidade de clivar a estrutura básica de um xiloglucano na parede celular e juntar uma extremidade da cadeia cortada com a extremidade livre de um xiloglucano aceptor. Z Zeitgebers Sinais ambientais, como as transições da luz para o escuro ou do escuro para a luz, que sincronizam o oscilador endógeno para uma periodicidade de 24 horas. ZEITLUPE (ZTL) Fotorreceptor de luz azul que regula a percepção do comprimento do dia (fotoperiodismo) e os ritmos circadianos. Zona adequada Faixa de concentrações de nutrientes minerais além da qual uma adição de nutrientes posterior não aumenta o crescimento ou a produção. Zona central (ZC) Grupo central de células relativamente grandes, altamente vacuoladas e de divisões lentas, localizado nos meristemas apicais de caules e comparáveis ao centro quiescente dos meristemas de raízes. Zona de abscisão Região que contém a camada de abscisão e está localizada perto da base do pecíolo do órgão. Zona de alongamento Região de alongamento celular rápido e extenso da raiz, onde ocorrem, quando muito, poucas divisões celulares. Zona de deficiência Concentrações de um nutriente mineral no tecido vegetal abaixo da concentração crítica que reduz o crescimento da planta. Zona de diferenciação Região de desenvolvimento do ápice da raiz acima da zona de alongamento em que ocorre diferenciação celular, incluindo a formação dos pelos das raízes e a diferenciação do sistema vascular. Zona de esgotamento de nutrientes Região no entorno da superfície da raiz mostrando diminuição das concentrações de nutrientes, devido à absorção deles pelas raízes e à sua lenta reposição por difusão. Zona de maturação Região da raiz que completou sua diferenciação e apresenta pelos para absorção de água e solutos e tecido vascular funcional. Zona foliar inferior (LLZ, lower-leaf zone) Zona junto à base de primórdios foliares que, em algumas espécies, dá origem às estípulas ou bainhas foliares. Zona

medular (ZM) Células meristemáticas localizadas abaixo da zona central do meristema apical do caule que originam os tecidos internos desse órgão. Zona meristemática Região no ápice da raiz que contém o meristema gerador do corpo da raiz. Ela se situa logo acima da coifa. Zona periférica (ZP) Região em formato de “bolo de forma com o centro oco” que circunda a zona central em meristemas apicais de caules. Ela consiste em células pequenas, que se dividem ativamente e possuem vacúolos inconspícuos. Os primórdios foliares são formados na zona periférica. Zona tóxica Faixa de concentrações de nutrientes em excesso, em relação à zona adequada, onde o crescimento ou a produtividade diminuem. Zonação Diferenças citológicas regionais na divisão celular dos meristemas apicais de caules de espermatófitas.

Créditos das Ilustrações Capítulo 1 Figura 1.4 Robinson-Beers, K., and Evert, R. F. (1991) Fine structure of plasmodesmata in mature leaves of sugar cane. Planta 184: 307-318; Bell, K. and Oparka, K. (2011) Imaging plasmodesmata. Protoplasma 248: 9-25; Fitzgibbon, J., Beck, M., Zhou, J., Faulkner, C., Robatzek, S., and Oparka, K. (2013) A developmental framework for complex plasmodesmata formation revealed by large-scale imaging of the Arabidopsis leaf epidermis. Plant Cell 25: 57-70; Ueki, S., and Citovsky, V. (2011) To gate, or not to gate: regulatory mechanisms for intercellular protein transport and virus movement in plants. Mol. Plant 4: 782-793. Figura 1.7 Buchanan, B. B, Gruissem, W., and Jones, R. L., eds. (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Biologists, Rockville, MD. Figura 1.8 Fiserova, J., Kiseleva, E, and Goldberg, M. W. (2009) Nuclear envelope and nuclear pore complex structure and organization in tobacco BY-2 cells. Plant J. 59: 243-255. Figura 1.9 Alberts, B, Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., and Walter, P. (2002) Molecular Biology of the Cell. 4th ed. Garland Science, New York. Figura 1.10 Idziak, D,, Betekhtin, A., Wolny, E, Lesniewska, K., Wrigth, J., Febrer, M,, Bevan, M. Jenkins, G., and Hasterok, R. (2011) Painting the chromosomes of Brachypodium — current status and future prospects. Chromosoma 120: 469-479. Figuras 1.13 e 1.15 Gunning, B.E.S, and Steer, M. W. (1996) Plant Cell Biology: Structure and Function of Plant Cells. Jones and Bartlett, Boston. Figura 1.18 Huang, A.H.C. (1987) Lipases. In The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise, Vol. 9: Lipids: Structure and Function, P. K. Stumpf, ed., Academic Press, New York, pp. 91-119; Buchanan, B. B., Gruissem, W., and Jones, R. L., eds. (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD. Figuras 1.22 e 1.23 Gunning, B. E.S., and Steer, M. W. (1996) Plant Cell Biology: Structure and Function of Plant Cells. Jones and Bartlett, Boston. Figura 1.30 Xu, X.M,, Meulia, T. and Meier, 1. (2007) Anchorage of plant RanGAP to the nuclear envelope involves novel nuclear-pore-associated proteins. Curr. Biol. 17: 1157-1163; Higaki, T, Kutsuna, N. Sano, T., and Hasezawa, S. (2008) Quantitative analysis of changes in actin microfilament contribution to cell plate development in plant cytokinesis. BMC Plant Biol. 8: 80. Figura 1.31 Seguí-Simarro, J. M., Austin, J. R., White, E. A. and Staehelin,

L. A. (2004) Electron tomographic analysis of somatic cell plate formation in meristematic cells of Arabidopsis preserved by high-pressure freezing. Plant Cell 16: 836-856. Figuras 1.32-1.35 Gunning, B.E.S. (2009) Plant Cell Biology on DVD: Information for students and a resource for teachers. Springer, New York (www .springer. com/life + sciences/plant + sciences/ book/978-3-642-03690-3). Figuras 1.35 e 1.36 St-Pierre, B. Vazquez-Flota, F.A, and De Luca, V. (1999) Multicellular compartmentation of Catharanthus roseus alkaloid biosynthesis predicts intercellular translocation of a pathway intermediate. Plant Cell 11:887-900. Figura 1.36 Leroux, O. (2012) Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. Ann. Bot. 110: 1083-1098; Rudall, P.J. (1987) Laticifers in Euphorbiaceae —a conspectus. Bot. J. Limn. Soc. 94: 143-163. Figura 1.37 Zhang, W, Wang, X.-Q, and Li, Z.Y. (2011) The protective schell: Schlereids and their mechanical function in corollas of some species of Camellia (Theaceae). Plant Biol. 13: 688-692; Kaneda, M,, Rensing, K. and Samuels, L. (2010) Secondary cell wall deposition in developing secondary xylem of poplar. J. Integr. Plant Biol. 52: 234-243. Figura 1.38 Froelich, D. R., Mullendore, D.L, Jensen, K. H, Ross-Elliott, T. J., Anstead, J. A. Thompson, G. A. Pelissier, H. C., and Knoblach, M. (2011) Phloem ultrastructure and pressure flow: Sieve-element-occlusion-related agglomerations do not affect translocation. Plant Cell 23: 44284445. Figura 1.39 Wightman, R. and Turner, S. (2008) The roles of the cytoskeleton during cellulose deposition at the secondary wall. Plant J. 54: 794-805; Samuels, A. L. Rensing, K. H, Douglas, C.J., Mansfield, S. D., Dharmawarhana, D. P. and Ellis, B. E. (2002) Cellular machinery of wood production: differentiation of secondary xylem in Pinus contorta var. latifolia. Planta 216: 72-82. Capítulo 2 Figura 2.1 Kato, A., Lamb, J. €., and Birchler, J. A. (2004) Chromosome painting using repetitive DNA sequences as probes for somatic chromosome identification in maize. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101: 13554-13559. Figura 2.3 Miura, A, Yonebayashi, S., Watanabe, K., Toyama, T. Shimadak, H., and Kakutani, T. (2001) Mobilization of transposons by a mutation abolishing full DNA methylation in Arabidopsis. Nature 411:212-214. Figura 2.4 Tiang, C.L, He, Y., and Pawlowski, W. P. (2012) Chromosome organization and dynamics during interphase, mitosis, and meiosis in plants. Plant Physiol. 158: 26-34. Figuras 2.5 e

 Créditos das Ilustrações 2.6 Ma, H. (2005) Molecular genetic analyses of microsporogenesis and microgametogenesis in flowering plants. Anmu. Rev. Plant Biol. 56: 393-434. Figura 2.5 Grandont, L., Jenczewski, E., and Lloyd, A. (2013) Meiosis and its deviations in polyploid plants. Cytogenet. Genome Res. 140: 171-84. Figura 2.7 Bomblies, K. and Madlung, A. (2014) Polyploidy in the Arabidopsis genus. Chromosome Res. 22: 117-134. Figura 2.10 Comai, L. (2005) The advantages and disadvantages of being polyploid. Nat. Rev. Genet. 6: 836-846. Capítulo 3 Figura 3.1 Day, W, Legg, B.J., French, B.K, Johnston, A. E. Lawlor, D.W., and Jeffers, W. de C. (1978) A drought experiment using mobile shelters: The effect of drought on barley yield, water use and nutrient uptake. J. Agric. Sci. 91: 599-623; Innes, P., and Blackwell, R. D. (1981) The effect of drought on the water use and yield of two spring wheat genotypes. J. Agric. Sci. 102: 341-351; Jones, H. G. (1992) Plants and Microclimate, 2nd ed., Cambridge University Press, Cambridge. Figura 3.2 Whittaker, R. H. (1970) Communities and Ecosystems. Macmillan, New York. Figura 3.8 Nobel, P.S. (1999) Physicochemical and Environmental Plant Physiology, 2nd ed. Academic Press, San Diego, CA. Figura 3.11 Hsiao, T.C, andXu, L. K. (2000) Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: Biophysical analysis and relation to water transport. J. Exp. Bot. 51: 1595-1616. Figura 3.15 Hsiao, T.C, and Acevedo, E. (1974) Plant responses to water deficits, efficiency, and drought resistance. Agr. Meteorol. 14: 59-84. Capítulo 4 Tabela 4.1 Nobel, P. S. (1999) Physicochemical and Environmental Plant Physiology, 2nd ed. Academic Press, San Diego, CA. Figura 4.3 Kramer, P.J, and Boyer, J. S. (1995) Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego, CA. Figura 4.6 Zimmermann, M. H. (1983) Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer, Berlin. Figura 4.8 Gunning, B.S, and Steer, M.M. (1996) Plant Cell Biology: Structure and Function. Jones and Bartlett Publishers, Boston. Figura 4.9 Sperry,J. S. (2000) Hydraulic constraints on plant gas exchange. Agric. For. Meteorol. 104: 13-23. Figura 4,11 Bange, G.G.). (1953) On the quantitative explanation of stomatal transpiration. Acta Bot. Neerl. 2:255-296. Figura 4.12 Zeiger, E. and Hepler, P. K. (1976) Production of guard cell protoplasts from onion and tobacco. Plant Physiol. 58: 492-498. Figura 4.13 Palevitz, B. A. (1981) The structure and development of guard cells. In Stomatal Physiology,

P. G. Jarvis and T. A. Mansfield, eds., Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-23; Sack, F. D. (1987) The development and structure of stomata. In Stomatal Function, E. Zeiger, G. Farquhar, and I. Cowan, eds, Stanford University Press, Stanford, CA, pp. 59-90; Meidner, H., and Mansfield, D. (1968) Stomatal Physiology. McGraw-Hill, London. Figura 4.14 Franks, P.J. and Farquhar, G. D. (2007) The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. Plant Physiol. 143: 78-87. Capítulo 5 Tabela 5.1 Epstein, E. (1999) Silicon. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 641-664; Epstein, E. (1972) Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, New York. Tabela 5.2 Evans, H.J., and Sorger, G. J. (1966) Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. Annu. Rev. Plant Physiol. 17: 47-76; Mengel, K, and Kirkby, E. A. (2001) Principles of Plant Nutrition, 5th ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. Tabela 5.3 Epstein, E, and Bloom, A. J. (2005) Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Tabela 5.5 Brady, N.C. (1974) The Nature and Properties of Soils, 8th ed. Macmillan, New York. Figura 5.2 Epstein, E, and Bloom, A. J. (2005) Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Figura 5.3 Sievers, R. E, and Bailar, J. C,, Jr. (1962) Some metal chelates of ethylenediaminetetraacetic acid, diethylenetriaminepentaacetic acid, and triethylenetriaminehexaacetic acid. Inorg. Chem. 1: 174-182. Figura 5.5 Lucas, R. E, and Davis, J. F. (1961) Relationships between pH values of organic soils and availabilities of 12 plant nutrients. Soil Sci. 92: 177-182. Figuras 5.7 e5.8 Weaver, J. E. (1926) Root Development of Field Crops. McGraw-Hill, New York. Figura 5.10 Mengel, K. and Kirkby, E. A. (2001) Principles of Plant Nutrition, 5th ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. Figura 5.11 Bloom, A.]., Jackson, L. E., and Smart, D.R. (1993) Root growth as a function of ammonium and nitrate in the root zone. Plant Cell Environ. 16: 199-206. Figura 5.12 Smith, S. E, and Read, D.J. (2008) Mycorrhizal Symbiosis, 3rd ed. Academic Press, Amsterdam, Boston. Figura 5.14 Rovira, A. D., Bowen, €. D. and Foster, R. C. (1983) The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 15B: Inorganic Plant Nutrition, A. Lâuchliand R.L. Bieleski, eds., Springer, Berlin, pp. 61-93. Capítulo 6 Tabela 6.1

Higinbotham, N, Etherton, B., and Foster, R.J. (1967) Mineral ion contents and cell transmembrane electropotentials of pea and oat seedling tissue. Plant Physiol. 42: 37-46. Figura 6.4 Higinbotham, N. Graves, J.S,, and Davis, R. F. (1970) Evidence for an electrogenic ion transport pump in cells of higher plants. J. Membr. Biol. 3:210-222. Figura 6.7 Buchanan, B. B. Gruissem, W., and Jones, R.L,, eds. (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD; Leng, Q, Mercier, R. W., Hua, B. G,, Fromm, H., and Berkowitz, G. A. (2002) Electrophysiological analysis of cloned cyclic nucleotide-gated ion channels. Plant Physiol. 128: 400-410. Figura 6.12 Lin, W, Schmitt, M.R,, Hitz, W. D., and Giaquinta, R. T. (1984) Sugar transport into protoplasts isolated from developing soybean cotyledons. Plant Physiol. 75: 936-940. Figura 6.14 Lebaudy, A., Véry, A., and Sentenac, H. (2007) K* channel activity in plants: Genes, regulations and functions. FEBS Lett. 581: 2357-2366; Very, A. A, and Sentenac, H. (2002) Cation channels in the Arabidopsis plasma membrane. Trends Plant Sci. 7: 168-175. Figura 6.16 Palmgren, M. G. (2001) Plant plasma membrane H'-ATPases: Powerhouses for nutrient uptake. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 817-845. Figura 6.17 Kluge, C. Lahr, J., Hanitzsch, M,, Bolte, S., Golldack, D, and Dietz, K.J. (2003) New insight into the structure and regulation of the plant vacuolar H*-ATPase. J. Bioenerg. Biomembr. 35: 377-388. Capítulo 7 Figura 7.15 Becker, W. M. (1986) The World of the Cell. Benjamin/Cummings,

Menlo Park, CA. Figura 7.16 Allen, J. F, and Forsberg, J. (2001) Molecular recognition in thylakoid structure and function. Trends Plant Sci. 6: 317-326; Nelson, N., and Ben-Shem, A. (2004) The complex architecture of oxygenic photosynthesis. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 5: 971-982. Figura 7.18 Barros, T., and Kunhlbrandt, W. (2009) Crystallisation, structure and function of plant light-harvesting Complex II. Biochim. Biophys. Acta 1787: 753-772. Figuras 719e 7.21 Blankenship, R. E. and Prince, R. €. (1985) Excited-state redox potentials and the Z scheme of photosynthesis. Trends Biochem. Sci. 10: 382-383. Figura 7.22 Barber, J. Nield, N., Morris, E. P., and Hankamer, B. (1999) Subunit positioning in photosystem II revisited. Trends Biochem. Sci. 24: 43-45. Figura 7.23 Ferreira, K. N. Iverson, T. M., Maghlaoui, K, Barber, J., and Iwata, S. (2004) Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. Science 303: 1831-1838; Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R,, and Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 À. Nature 473: 5560. Figura 7.25 Kurisu, G., Zhang, H. M., Smith, J. L., and Cramer, W. A. (2003) Structure of cytochrome b,f complex of oxygenic photosynthesis: tuning the cavity. Science 302: 1009-1014. Figura 7.27 Buchanan, B. B. Gruissem, W., and Jones, R. L., eds. (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD; Nelson, N. and Ben-Shem, A. (2004) The complex architecture of oxygenic photosynthesis. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 5: 971-982. Figura 7.29 Jagendorf, A. T. (1967) Acid-based transitions and phosphorylation by chloroplasts. Fed. Proc. Am. Soc. Exp. Biol. 26: 1361-1369. Figura 7.32 Asada, K. (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 601-639. Capítulo 8 Figura 8.12 Edwards, G. E, Franceschi, V. R. and Voznesenskaya, E. V. (2004) Single-cell C, photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm. Annu. Rev. Plant Biol. 55: 173-196. Figura 8.15 Ridout, M.J. Parker, M. L., Hedley, C.L, Bogracheva, T. Y. and Morris, V.J. (2003) Atomic force microscopy of pea starch granules: Granule architecture of wild-type parent, r and rb single mutants, and the rrb double mutant. Carbohydr. Res. 338: 2135-2147. Capítulo 9 Figura 9.3 Smith, H. (1986). The perception of light quality. In Photomorphogenesis in Plants, R. E. Kendrick and G. H. M.

Kronenberg, eds., Nijhoff, Dordrecht, Netherlands, pp. 187-217. Figura 9.4 Smith, H. (1994) Sensing the light environment: The functions of the phytochrome family. In Photomorphogenesis in Plants, 2nd ed, R. E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg, eds., Nijhoff, Dordrecht, Netherlands, pp. 377-416. Figura 9.5 Vogelmann, T. C. and Bjórn, L. O. (1983) Response to directional light by leaves of a sun-tracking lupine (Lupinus succulentus). Physiol. Plant. 59: 533-538. Figura 9.7 Harvey, G.W. (1979) Photosynthetic performance of isolated leaf cells ftom sun and shade plants. Carnegie Inst. Wash. Yb. 79: 161-164. Figura 9.8 Bjórkman, O. (1981) Responses to different quantum flux densities. In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 124, O. L. Lange, P.S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Zeigler, eds., Springer, Berlin, pp. 57-107. Figura 9.9 Jarvis, P.G., and Leverenz, J. W. (1983) Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12D, O. L. Lange, P. S. Nobel, €. B. Osmond, and H. Ziegler, eds., Springer, Berlin, pp. 233-280. Figura 9.10 Osmond, C. B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field, N. R. Baker and J. R. Bowyer, eds., BIOS Scientific, Oxford, pp. 1-24. Figura 9.11 Demmig-Adams, B,, and Adams, W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. Trends Plant Sci. 1:21-26. Figura 9.13 Demming-Adams, B., and Adams, W. (2000) Harvesting sunlight safely. Nature 403: 3871-372. Figura 9.15 Berry, J., and Bjórkman, O. (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 31: 491-543. Figura 9.16 Ehleringer,J. R., Cerling, T. E, and Helliker, B. R. (1997) C, photosynthesis, atmospheric CO,, and climate. Oecologia 112: 285-299. Figura 9.17 Ehleringer, J. R. (1978) Implications of quantum Créditos das Ilustrações 801 yield differences on the distributions of C; and C, grasses. Oecologia 31: 255-267. Figura 9.18 Barnola, J. M, Raynaud, D. Lorius, C., and Korothevich, Y. S. (1994) Historical CO, record from the Vostok ice core. In Trends '93: A Compendium of Data on Global Change, T. A. Boden, D. P. Kaiser, R.J. Sepanski, and F. W. Stoss, eds, Carbon Dioxide Information Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN, pp. 7-10; Keeling, €. D, and Whorf, T. P. (1994) Atmospheric CO, records from sites in the SIO air sampling network. In Trends '93: A

Compendium of Data on Global Change, T.A. Boden, D. P. Kaiser, R.J. Sepanski, and F. W. Stoss, eds., Carbon Dioxide Information Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN, pp. 16-26; Neftel, A., Friedle, H., Moor, E., Lótscher, H, Oeschger, H, Siegenthaler, U., and Stauffer, B. (1994) Historical CO, record from the Siple Station ice core. In Trends '93: A Compendium of Data on Global Change, T. A. Boden, D. P. Kaiser, R. J. Sepanski, and F. W. Stoss, eds., Carbon Dioxide Information Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN, pp. 11-15; Keeling, €. D., Whorf, T. P, Wahlen, M., and Van der Plicht, J. (1995) Interannual extremes in the rate ofrise of atmospheric carbon dioxide since 1980. Nature 375: 666-670. Figura 9.20 Berry, J. A. and Downton, J. S. (1982) Environmental regulation of photosynthesis. In Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity, Vol. 2, Govindjee, ed., Academic Press, New York, pp. 263-343. Figura 9.21 Ehleringer, J. R, Cerling, T. E. and Helliker, B. R. (1997) C, photosynthesis, atmospheric CO,, and climate. Oecologia 112: 285-299. Figura 9.22 Gibson, A. C. and Nobel, P.S. (1986) The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, MA. Figura 9.23 Long, S. P, Ainsworth, E. A. Leakey, A. D., Nosberger, J., and Ort, D. R. (2006) Food for thought: Lower-than-expected crop stimulation with rising CO, concentrations. Science 312: 19181921. Figura 9.24 Cerling, T. E, Harris, J. M., MacFadden, B.J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., and Ehleringer, J. R. (1997) Global vegetation change through the Miocene-Pliocene boundary. Nature 389: 153-158. Figura 9.25 Stewart, G.R, Turnbull, M.H, Schmidt, S., and Erskine, P. D. (1995) Bo natural abundance in plant communities

802 Créditos das Ilustrações along a rainfall gradient: A biological integrator of water availability. Aust. J. Plant Physiol. 22: 51-55. Capítulo 10 Figura 10.2 Srivastava, A,, and Zeiger, E. (1995) Guard cell zeaxanthin tracks photosynthetic active radiation and stomatal apertures in Vicia faba leaves. Plant Cell Environ. 18: 813-817. Figura 10.3 Schwartz, A, and Zeiger, E. (1984) Metabolic energy for stomatal opening. Roles of photophosphorylation and oxidative phosphorylation. Planta 161: 129-136. Figura 10.4 Karlsson, P. E. (1986) Blue light regulation of stomata in wheat seedlings. II. Action spectrum and search for action dichroism. Physiol. Plant. 66: 207-210. Figura 10.5 Zeiger, E., and Hepler, P. K. (1977) Light and stomatal function: Blue light stimulates swelling of guard cell protoplasts. Science 196: 887-889; Amodeo, G,, Srivastava, A., and Zeiger, E. (1992) Vanadate inhibits blue light-stimulated swelling of Vicia guard cell protoplasts. Plant Physiol. 100: 1567-1570. Figura 10.6 Shimazaki, K, lino, M, and Zeiger, E. (1986) Blue lightdependent proton extrusion by guard cell protoplasts of Vicia faba. Nature 319: 324-326. Figura 10.7 Serrano, E. E, Zeiger, E., and Hagiwara, S. (1988) Red light stimulates an electrogenic proton pump in Vicia guard cell protoplasts. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85: 436-440; Assmann, S. M., Simoncini, L., and Schroeder, J. 1. (1985) Blue light activates electrogenic ion pumping in guard cell protoplasts of Vícia faba. Nature 318: 285287. Figuras 10.8 e 10.9 Talbott, L. D,, and Zeiger, E. (1998) The role of sucrose in guard cell osmoregulation. J. Exp. Bot. 49: 3229-337. Figura 10.10 Talbott, L.D. Zhu,J., Han, S. W, and Zeiger, E. (2002) Phytochrome and blue light-mediated stomatal opening in the orchid, Paphiopedilum. Plant Cell Physiol. 43: 639-646. Figura 10.11 Srivastava, A, and Zeiger, E. (1995) Guard cell zeaxanthin tracks photosynthetic active radiation and stomatal apertures in Vicia faba leaves. Plant Cell Environ. 18: 813817. Figura 10.14 Frechilla, S., Talbott, L. D. Bogomolni, R. A, and Zeiger, E. (2000) Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. Plant Cell Physiol. 41: 171-176. Figura 10.15 Talbott, L. D., Hammad, J. W., Harn, L. C, Nguyen, V., Patel, J., and Zeiger, E. (2006) Reversal by green light of blue light-stimulated stomatal opening in intact, attached leaves of Arabidopsis operates only in the potassium dependent, morning phase of movement. Plant Cell Physiol. 47: 333-339. Figura 10.16 Karlsson, P. E. (1986) Blue light

regulation of stomata in wheat seedlings. IH. Action spectrum and search for action dichroism. Physiol. Plant. 66: 207-210; Frechilla, S., Talbott, L. D., Bogomolni, R. A. and Zeiger, E. (2000) Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. Plant Cell Physiol. 41: 171-176. Capítulo 11 Tabela 11.2 Hall, S.M, and Baker, D. A. (1972) The chemical composition of Ricinus phloem exudate. Planta 106: 131-140. Tabela 11.3 Gamalei, Y. V. (1985) Features of phloem loading in woody and herbaceous plants. Fiziologiya Rastenii (Moscow) 32: 866-875; van Bel, A.]. E. (1992) Different phloem-loading machineries correlated with the climate. Acta Bot. Neerl. 41: 121-141; Rennie, E. A. and Turgeon, R. (2009) A comprehensive picture of phloem loading strategies. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106: 14163-14167. Figura 11.4 Warmbrodt, R. D. (1985) Studies on the root of Hordeum vulgare L — Ultrastructure of the seminal root with special reference to the phloem. Am. J. Bot. 72: 414-432. Figura 11.5 Evert, R.F. (1982) Sieve-tube structure in relation to function. Bioscience 32: 789-795; Truernit, E. Bauby, H, Dubreucg, B., Grandjean, O. Runions, J., Barthelemy, J., and Palauqui, J.-C. (2008) High-resolution whole-mount imaging of three-dimensional tissue organization and gene expression enables the study of phloem development and structure in Arabidopsis. Plant Cell 20: 1494-1503. Figura 11.6 Schulz, A. (1990) Conifers. In Sieve Elements: Comparative Structure, Induction and Development, H.-D. Behnke and R. D. Sjolund, eds., Springer-Verlag, Berlin. Figura 11.7 Brentwood, B,, and Cronshaw, J. (1978) Cytochemical localization of adenosine triphosphatase in the phloem of Pisum sativum and its relation to the function of transfer cells. Planta 140: 111-120; Turgeon, R., Beebe, D. U., and Gowan, E. (1993) The intermediary cell: Minor-vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the Scrophulariaceae. Planta 191: 446-456. Figura 11.8 Joy K. W. (1964) Translocation in sugar beet. I. Assimilation of “CO, and distribution of materials from leaves. J. Exp. Bot. 15: 485-494. Figura 11.10 Nobel, P.5. (2005) Physicochemical and Environmental Plant Physiology, 3rd ed., Academic Press, San Diego, CA. Figura 11.11 Geiger, D.R, and Sovonick, S. A. (1975) Effects of temperature, anoxia and other metabolic inhibitors on translocation. In Transport in Plants, 1: Phloem Transport (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 1), M. H. Zimmerman and J. A. Milburn, eds,, Springer, New York, pp. 256-286. Figura 11.12 Froelich, D. R, Mullendore, D. L.,

Jensen, K. H, Ross-Elliott, T.]., Anstead,J. A. Thompson, G. A, Pelissier, H.C, and Knoblauch, M. (2011) Phloem ultrastructure and pressure flow: Sieve-Element-Occlusion-Related agglomerations do not affect translocation. Plant Cell 23: 44284445. Figura 11.13 Evert, R. F. and Mierzwa, R.J. (1985) Pathway(s) of assimilate movement from mesophyll cells to sieve tubes in the Beta vulgaris leaf. In Phloem Transport. Proceedings ofan International Conference on Phloem Transport, Asilomar, CA, J. Cronshaw, W. J. Lucas, and R. T. Giaquinta, eds. Liss, New York, pp. 419-432. Figura 11.15 Fondy, B.R. (1975) Sugar selectivity of phloem loading in Beta vulgaris, vulgaris L. and Fraxinus americanus, americana L. Ph.D. diss., University of Dayton, Dayton, OH. Figura 11.17 van Bel, A. J. E. (1992) Different phloem-loading machineries correlated with the climate. Acta Bot. Neerl. 41: 121-141. Figura 11.19 Turgeon, R, and Webb, J. A. (1973) Leaf development and phloem transport in Cucurbita pepo: Transition from import to export. Planta 113: 179-191. Figura 11.20 Turgeon, R. (2006) Phloem loading: How leaves gain their independence. Bioscience 56: 15-24. Figura 11.21 Schneidereit, A. Imlau, A, and Sauer, N. (2008) Conserved cis-regulatory elements for DNA-binding-with-one-finger and homeo-domain-leucine-zipper transcription factors regulate companion cell-specific expression of the Arabidopsis thaliana SUCROSE TRANSPORTER 2 gene. Planta 228: 651-662. Figura 11.22 Preiss, J. (1982) Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. Annu. Rev. Plant Physiol. 33: 431-454. Figura 11.23 Stadler, R, Wright, K. M, Lauterbach, C. Amon, G., Gahrtz, M, Feuerstein, A., Oparka, K.J, and Sauer, N. (2005) Expression of GFP-fusions in Arabidopsis companion cells reveals non-specific protein

trafficking into sieve elements and identifies a novel post-phloem domain in roots. Plant J. 41: 319-331. Capítulo 12 Tabela 12.2 Brand, M. D. (1994) The stoichiometry of proton pumping and ATP synthesis in mitochondria. Biochem. (Lond) 16: 20-24. Figura 12.5 Perkins, G, Renken, €. Martone, M. E, Young, S.]., Ellisman, M., and Frey, T. (1997) Eceltron tomography of neuronal mitochondria: Three-dimensional structure and organization of cristae and membrane contacts. J. Struct. Biol. 119: 260-272; Gunning, B. E. S, and Steer, M. W. (1996) Plant Cell Biology: Structure and Function of Plant Cells. Jones and Bartlett, Boston. Figura 12.9 Shiba, T, Kido, Y., Sakamoto, K., Inaoka, D. K, Tsuge, C, Tatsumi, R. Takahashi, G. Balogun, E. O, Nara, T. Aoki, T. et al. (2013) Structure of the trypanosome cyanide-insensitive alternative oxidase. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 110: 45804585. Figura 12.10 Douce, R. (1985) Mitochondria in Higher Plants: Structure, Function, and Biogenesis. Academic Press, Orlando, FL. Capítulo 13 Figura 13.2 Bloom, A.J. (1997) Nitrogen as a limiting factor: Crop acquisition of ammonium and nitrate. In Ecology in Agriculture, L. E. Jackson, ed, Academic Press, San Diego, CA, pp. 145-172. Figura 13.4 Kleinhofs, A, Warner, R. L., Lawrence, J. M., Melzer, J.M,, Jeter, J. M., and Kudrna, D. A. (1989) Molecular genetics of nitrate reductase in barley. In Molecular and Genetic Aspects of Nitrate Assimilation, J. L. Wray and]. R. Kinghorn, eds., Oxford Science, New York, pp. 197-211. Figura 13.6 Pate,]. S. (1983) Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological significance. In Nitrogen as an Ecological Factor: The 22nd Symposium of the British Ecological Society, Oxford 1981, J. A. Lee, S. McNeill, and 1. H. Rorison, eds., Blackwell, Boston, pp. 225-255. Figura 13.11 Stokkermans, T.J. W, Ikeshita, S., Cohn, J., Carlson, R.W., Stacey, G. Ogawa, T., and Peters, N.K. (1995) Structural requirements of synthetic and natural product lipo-chitin oligosaccharides for induction of nodule primordia on Glycine soja. Plant Physiol. 108: 1587-1595. Figura 13.13 Dixon, R. O. D., and Wheeler, C. T. (1986) Nitrogen Fixation in Plants. Chapman and Hall, New York; Buchanan, B., Gruissem, W., and Jones, R., eds. (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD. Figura 13.16 Rees, D.A. (1977) Polysaccharide Shapes. Chapman and Hall, London. Figura 13.18 Guerinot, M.L, and Yi, Y. (1994) Iron: Nutritious,

noxious, and not readily available. Plant Physiol. 104: 815-820. Figura 13.21 Searles, P.S., and Bloom, A. J. (2003) Nitrate photoassimilation in tomato leaves under short-term exposure to elevated carbon dioxide and low oxygen. Plant Cell Environ. 26: 1247-1255; Bloom, A. J., Rubio-Asensio, J. S., Randall, L., Rachmilevitch, S., Cousins, A. B. and Carlisle, E. A. (2012) CO, enrichment inhibits shoot nitrate assimilation in C, but not €, plants and slows growth under nitrate in C, plants. Ecology 93: 355-367. Capítulo 14 Figura 14.2 McCann, M. €C., Wells, B, and Roberts, K. (1990) Direct visualization of cross-links in the primary plant cell wall. J. Cell Sci. 96: 323-334; Zhang, T., Mahgsoudy-Louyeh, S. Tittmann, B., and Cosgrove, D. J. (2013) Visualization of the nanoscale pattern of recently-deposited cellulose microfibrils and matrix materials in never-dried primary walls of the onion epidermis. Cellulose 21: 853-862. DOI: 10.1007/510570-013-9996-1; Roland, J. C., Reis, D., Mosiniak, M., and Vian, B. (1982) Cell wall texture along the growth gradient of the mung bean hypocotyl: Ordered assembly and dissipative processes. J. Cell Sci. 56: 303-318. Figura 14.5 Carpita, N. C. and McCann, M. (2000) The cell wall. In Biochemistry and Molecular Biology of Plants, B. B. Buchanan, W. Gruissem, and R. L. Jones eds., American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, pp. 52-108. Figura 14.6 Zhang, T., Mahgsoudy-Louyeh, S. Tittmann, B., and Cosgrove, D. J. (2013) Visualization of the nanoscale pattern of recently-deposited cellulose microfibrils and matrix materials in never-dried primary walls of the onion epidermis. Cellulose 21: 853-862. DOI: 10.1007/s10570-013-9996-1; Matthews, J. F, Skopec, €. E. Mason, P. E, Zuccato, P, Torget, R. W., Sugiyama, J., Himmel, M. E, and Brady, J. W. (2006) Computer simulation studies of microcrystalline cellulose Ib. Carbohydr. Res. 341: 138-152. Figura 14.7 Gunning, B. E. S., and Steer, M. W. (1996) Plant Cell 803 Créditos das Ilustrações Biology: Structure and Function of Plant Cells. Jones and Bartlett, Boston; Kimura, S., Laosinchai, W., Itoh, T., Cui, X. Linder, R, and Brown, R.M,, Jr. (1999) Immunogold labeling of rosette terminal cellulose-synthesizing complexes in the vascular plant Vigna angularis. Plant Cell 11: 2075-2085; Morgan, J. L., Strumillo, J., and Zimmer, J. (2013) Crystallographic snapshot of cellulose synthesis and membrane translocation. Nature 493: 181-186; Sethaphong, L., Haigler, C. H, Kubicki, J. D., Zimmer, J., Bonetta, D., DeBolt, S., and

Yingling, Y. G. (2013) Tertiary model of a plant cellulose synthase. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 110: 7512-7517. Figura 14.8 Cosgrove, D.J. (2005) Growth of the plant cell wall. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 6:850-861. Figura 14.9 Carpita, N.C, and McCann, M. (2000) The cell wall. In Biochemistry and Molecular Biology of Plants, B. B. Buchanan, W. Gruissem, and R.L. Jones eds. American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, pp. 52108. Figura 14.10 Mohnen, D. (2008) Pectin structure and biosynthesis. Curr. Opin. Plant Biol. 11: 266-277. Figuras 14.10 e 14.11 Carpita, N.C. and McCann, M. (2000) The cell wall. In Biochemistry and Molecular Biology of Plants, B. B. Buchanan, W. Gruissem, and R.L. Jones eds., American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, pp.52-108. Figura 14.12 Fry, S.C. (2004) Primary cell wall metabolism: tracking the careers of wall polymers in living plant cells. New Phytol. 161: 641675. Figura 14.15 Fu, Y. Gu, Y, Zheng, Z., Wasteneys, G., and Yang, Z. (2005) Arabidopsis interdigitating cell growth requires two antagonistic pathways with opposing action on cell morphogenesis. Cell 120: 687-700; Settleman, J. (2005) Intercalating Arabidopsis leaf cells: A jigsaw puzzle of lobes, necks, ROPs, and RICs. Cell 120: 570-572. Figura 14.17 Baskin, T. 1, Wilson, J. E. Cork, A, and Williamson R. E. (1994) Morphology and microtubule organization in Arabidopsis roots exposed to oryzalin or taxol. Plant Cell Physiol. 35: 935942; Gutierrez, R., Lindeboom, J. J., Paredez, A.R, Emons, A. M, and Ehrhardt, D. W. (2009) Arabidopsis cortical microtubules position cellulose synthase delivery to the plasma membrane and interact with cellulose synthase trafficking compartments. Nat. Cell Biol. 11: 797806. Figura 14.18 Durachko, D.M,, and Cosgrove, D. J. (2009) Measuring plant cell wall extension (creep) induced

804 Créditos das Ilustrações by acidic pH and by alpha-expansin. J. Vis. Exp. 11: 1263. Figura 14.19 Cosgrove, D. J. (1997) Relaxation in a high-stress environment: The molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement. Plant Cell 9: 1031-1041. Figura 14.20 Park, Y.B, and Cosgrove, D. J. (2012) A revised architecture of primary cell walls based on biomechanical changes induced by substrate-specific endoglucanases. Plant Physiol. 158: 1933-1943; Zhao, Z,, Crespi, V. H, Kubicki, J. D., Cosgrove, D.J., and Zhong, L. (2013) Molecular dynamics simulation study of xyloglucan adsorption on cellulose surfaces: Effects of surface hydrophobicity and side-chain variation. Cellulose 21: 1025-1039. DOI: 10.1007/s10570-013-0041-1. Figura 14.21 Terashima, N., Awano, T., Takabe, K. and Yoshida, M. (2004) Formation of macromolecular lignin in ginkgo xylem cell walls as observed by field emission scanning electron microscopy. C. R. Biol. 327: 903-910; Terashima, N., Kitano, K. Kojima, M., Yoshida, M., Yamamoto, H., and Westermark, U. (2009) Nanostructural assembly of cellulose, hemicellulose, and lignin in the middle layer of secondary wall of ginkgo tracheid. J. Wood Sci. 55: 409-416. Figura 14.22 Ralph,)., Brunow, G, and Boerjan, W. (2007) Lignins. In Encyclopedia of Plant Science, K Roberts, ed. Wiley, Chichester, pp. 1123-1134. Figura 14.23 Roppolo, D., and Geldner, N. (2012) Membrane and walls: Who is master, who is servant? Curr. Opin. Plant Biol. 15: 608-617. Capítulo 15 Tabela 15.1 Suarez-Rodriguez, M.C, Petersen, M, and Mundy, J. (2010) Mitogen-activated protein kinase signaling in plants. Annu. Rev. Plant Biol. 61: 621-649. Figura 15.3 Santer, A, and Estelle, M. (2009) Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling. Nature (Lond.) 459: 1071-1078. Figura 15.6 Wang, X. (2004) Lipid signaling. Curr. Opin. Plant Biol. 7: 329-336. Figura 15.11 Riou-Khamlichi, C. Huntley, R, Jacqmard, A., and Murray, J. A. (1999) Cytokinin activation of Arabidopsis cell division through a D-type cyclin. Science 283: 1541-1544; Aloni, R., Wolf, A. Feigenbaum, P, Avni, A., and Klee, H.]J. (1998) The Never ripe mutant provides evidence that tumor-induced ethylene controls the morphogenesis of Agrobacterium tumefaciens-induced crown galls in tomato stems. Plant Physiol. 117: 841-849. Figura 15.19 Woodward, W., and Bartel, B. (2005) Auxin: Regulation, action, and interaction. Annals Botany 95: 707-735. Figura 15.22 McKeon, T.A, Fernández-Maculet,

J. C., and Yang, S. F. (1995) Biosynthesis and metabolism of ethylene. In Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, 2nd ed, P.J. Davies, ed., Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 118-139. Figura 15.27 Braam, J. (2005) In touch: Plant responses to mechanical stimuli. New Phytol. 165: 373-389; Escalante-Pérez, M., Krola, E., Stangea, A. Geigera, D., Al-Rasheidb, K.A.S. Hausec, B., Neherd, E., and Hedrich, R. (2011) A special pair of phytohormones controls excitability, slow closure, and external stomach formation in the Venus flytrap. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108: 15492-15497. Figura 15.30 Ju, C. and Chang, €. (2012) Advances in ethylene signalling: Protein complexes at the endoplasmic reticulum membrane. AoB PLANTS. DOI: 10.1093/ aobpla/pIs031. Figura 15.31 Jiang, J, Zhang, €, and Wang, X. (2013) Ligand perception, activation, and early signaling of plant steroid receptor Brassinosteroid Insensitive 1. J. Integr. Plant Biol. 55 : 1198-1211. Capítulo 16 Tabela 16.3 Jenkins, G. I. (2014) The UV-B photoreceptor UVR8: From structure to physiology. Plant Cell 26: 21-37. Figura 16.6 Shropshire, W., Tr., Klein, W. H., and Elstad, V. B. (1961) Action spectra of photomorphogenic induction and photoinactivation of germination in Arabidopsis thaliana. Plant Cell Physiol. 2: 63-69; Kelly, J. M., and Lagarias, J. C. (1985) Photochemistry of 124-kilodalton Avena phytochrome under constant illumination in vitro. Biochemistry 24: 6003-6010. Figura 16.7 Thimann, K.V. and Curry, G.M. (1960) Phototropism and phototaxis. In Comparative Biochemistry, Vol. 1, M. Florkin and H. S. Mason, eds., Academic Press, New York, pp. 243-306; Swartz, T. E. Corchnoy, S.B, Christie, J.M, Lewis, J. W. Szundi, I, Briggs, W.R, and Bogomolni, R. (2001) The photocycle of a flavin-binding domain of the blue light photoreceptor phototropin. J. Biol. Chem. 276: 36493-36500. Figura 16.9 Burgie, E.S, Bussell, A. N., Walker, J. M., Dubiel, K, and Vierstra, R. D. (2014) Crystal structure of the photosensing module from a red/far-red light-absorbing plant phytochrome. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 111: 10179-10184. Figura 16.10 Montgomery, B. L., and Lagarias, J. C. (2002) Phytochrome ancestry: Sensors of bilins and light. Trends Plant Sci. 7. 357-366. Figura 16.11 Yamaguchi, R, Nakamura, M., Mochizuki, N. Kay, S.A, and Nagatani, A. (1999) Light-dependent translocation of a phytochrome B-GFP fusion protein to the nucleus in transgenic Arabidopsis. J. Cell Biol. 145: 437-445. Figura 16.12 Briggs, W.R, Mandoli; D. F., Shinkle, J. R., Kaufman, L.S. Watson, J. €., and

Thompson, W. F. (1984) Phytochrome regulation of plant development at the whole plant, physiological, and molecular levels. In Sensory Perception and Transduction in Aneural Organisms, G. Colombetti, F. Lenci, and P.-S. Song, eds., Plenum, New York, pp. 265-280. Figura 16.13 Leivar, P, and Monte, E. (2014) PIFs: Systems integrators in plant development. Plant Cell 26: 56-78. Figura 16.15 Spalding, E. P, and Cosgrove, D. J. (1989) Large membrane depolarization precedes rapid blue-light induced growth inhibition in cucumber. Planta 178: 407-410. Figura 16.16 Huang, Y, Baxter, R., Smith, B. S., Partch, C. L. Colbert, C. L., and Deisenhofer, J. (2006) Crystal structure of cryptochrome 3 from Arabidopsis thaliana and its implications for photolyase activity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103: 17701-17706. Figura 16.17 Ahmad, M., Jarillo, J. A., Smirnova, O,, and Cashmore, A. R. (1998) Cryptochrome blue light photoreceptors of Arabidopsis implicated in phototropism. Nature 392: 720-723. Figura 16.19 Parks, B.M,, Folta, K. M, and Spalding, E. P. (2001) Photocontrol of stem growth. Curr. Opin. Plant Biol. 4: 4836-440. Figura 16.20 Christie, J. M. (2007) Phototropin blue-light receptors. Annu. Rev. Plant Biol. 58: 21-45. Figura 16.22 Inoue, S.-I, Takemiya, A. and Shimazaki, K.1. (2010) Phototropin signaling and stomatal opening as a model case. Curr. Opin. Plant Biol. 13: 587-593. Figuras 16.23 e 16.24 Wada, M. (2013) Chloroplast movement. Plant Sci. 210: 177-182. Figura 16.27 Jenkins, G.1. (2014) The UV-B photoreceptor UVR8: From structure to physiology. Plant Cell 26: 21-37. Capítulo 17 Figura 17.3 West, M. A. L. and Harada, J.J. (1993) Embryogenesis in higher plants: An overview. Plant Cell 5: 1361-1369. Figura 17.5 Laux, T.,

Wiúrschum, T. and Breuninger, H. (2004) Genetic regulation of embryonic pattern formation. Plant Cell 16: S190-S202. Figura 17.7 Scheres, B., Wolkenfelt, H., Willemsen, V., Terlouw, M., Lawson, E., Dean, €. and Weisbeek, P. (1994) Embryonic origin of the Arabidopsis primary root and root meristem initials. Development 120: 2475-2487. Figura 17.8 Traas, J., Bellini, C., Nacry, P, Kronenberger, J. Bouchez, D., and Caboche, M. (1995) Normal differentiation patterns in plants lacking microtubular preprophase bands. Nature 375: 676-677. Figura 17.9 Kim, 1, Kobayashi, K. Cho, E. and Zambryski, P. C. (2005) Subdomains for transport via plasmodesmata corresponding to the apical-basal axis are established during Arabidopsis embryogenesis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 102: 1194511950. Figura 17.10 Mayer, U,, Búttner, G, and Júrgens, G. (1993) Apical-basal pattern formation in the Arabidopsis embryo: Studies on the role of the gnom gene. Development 117: 149-162; Berleth, T., and Júrgens, G. (1993) The role of the MONOPTEROS gene in organising the basal body region of the Arabidopsis embryo. Development 118: 575-587; Mayer, U., Torres-Ruiz, R. A, Berleth, T, Misera, S., and Jiúrgens, G. (1991) Mutations affecting body organisation in the Arabidopsis embryo. Nature 353: 402-407. Figura 17.12 Multani, D. S. Briggs, S. P, Chamberlin, M. A, Blakeslee, J. J., Murphy, A. S., and Johal, G.S. (2003) Loss ofan MDR transporter in compact stalks of maize br2 and sorghum dw3 mutants. Science 302: 8184. Figura 17.13 Hadfi, K, Speth, V, and Neuhaus, G. (1998) Auxin-induced developmental patterns in Brassica juncea embryos. Development 125: 879-887. Liu, C., Xu, Z., and Chua, N. H. (1993) Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis. Plant Cell 5: 621-630. Figura 17.16 Abe, M., Katsumata, H., Komeda, Y., and Takahashi, T. (2003) Regulation of shoot epidermal cell differentiation by a pair of homeodomain proteins in Arabidopsis. Development 130: 635-643. Figura 17.17 Mahônen, A. P, Bonke, M., Kauppinen, L., Riikonen, M, Benfey, P.N. and Helariutta, Y. (2000) A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the Arabidopsis root. Genes Dev. 14: 2938-2943. Figura 17.18 Nakajima, K, and Benfey, P. N. (2002) Signaling in and out: Control of cell division and differentiation in the shoot and root. Plant Cell 14: S265-S276. Figura 17.19 Helariutta, Y., Fukaki, H, Wysocka-Diller, J.,

Nakajima, K., Jung, J., Sena, G., Hauser, M. T. and Benfey, P. N. (2000) The SHORT-ROOT gene controls radial patterning of the Arabidopsis root through radial signaling. Cell 101: 555-567. Figura 17.21 Schiefelbein, J. W., Masuceci, J. D. and Wang, H. (1997) Building a root: The control of patterning and morphogenesis during root development. Plant Cell 9: 10891098. Figura 17.22 Aida, M, Beis, D, Heidstra, R., Willemsen, V., Blilou, IL. Galinha, C., Nussaume, L., Noh, Y.-S., Amasino, R., and Scheres, B. (2004) The PLETHORA genes mediate patterning of the Arabidopsis root stem cell niche. Cell 119: 109-120. Figura 17.23 Miller, B, and Sheen, J. (2008) Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis. Nature 453: 1094-1097. Figura 17.24 Kuhlemeier, C. and Reinhardt, D. (2001) Auxin and phyllotaxis. Trends Plant Sci. 6: 187-189. Figura 17.25 Bowman, J. L., and Eshed, Y. (2000) Formation and maintenance of the shoot apical meristem. Trends Plant Sci. 5: 110115. Figura 17.26 Steeves, T. A, and Sussex, 1. M. (1989) Patterns in Plant Development. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Figura 17.27 Jenik, P. D., and Barton, M.K. (2005) Surge and destroy: The role of auxin in plant embryogenesis. Development 132: 3577-3585. Figura 17.28 Laux, T., Wirschum, T., and Breuninger, H. (2004) Genetic regulation of embryonic pattern formation. Plant Cell 16: S190-S202. Figura 17.29 Leibfried, A. To,J. P.C. Busch, W, Stehling, S., Kehle, A. Demar, M., Kieber, J.J., and Lohmann, J. U. (2005) WUSCHEL controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. Nature 438: 1172-1175. Figura 17.31 Hudson, A. (2005) Plant meristems: Mobile mediators of cell fate. Curr. Biol. 15: R803-805. Figura 17.33 Reinhardt, D. Pesce, E.R, Stieger, P., Mandel, T. Baltensperger, K., Bennett, M., Traas, J., Friml, J., and Kuhlemeier, C. (2003) Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. Nature 426: 255-260; Vernoux, T., Kronenberger, J., Grandjean, O,, Laufs, P, and Traas, J. (2000) PIN-FORMED 1 805 Créditos das Ilustrações regulates cell fate at the periphery of the shoot apical meristem. Development 127. 5157-5165. Figura 17.34 Miyashima, S., Sebastian, ., Lee, J.-Y., and Helariutta, Y. (2013) Stem cell function during plant vascular development. EMBO J. 32: 178-193. Capítulo 18 Tabela 18.1 Bewley, J. D., Bradford, K. J, Hilhorst, H. W. M., and Nonogaki, H. (2013) Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3º edition. Springer, New York. Tabela 18.2 Smith, H.

(1982) Light quality photoperception and plant strategy. Annu. Rev. Plant Physiol. 33: 481518. Figura 18.2 Homrichhausen, T.M., Hewitt, J. R., and Nonogaki, H. (2003) Endo-b-mannanase activity is associated with the completion of embryogenesis in imbibed carrot (Daucus carota L.) seeds. Seed Sci. Res. 13: 219-227. Figura 18.4 Li, Y.-C, Rena,].-P, Cho, M.-]., Zhou, S.-M,, Kim, Y.-B., Guo, H.X., Wong, J.-H., Niu, H.-B, Kim, H.-K, Morigasaki, S., et al. (2009) The level of expression of thioredoxin is linked to fundamental properties and applications of wheat seeds. Mol. Plant 2:430-441. Figura 18.5 Finch-Savage, W. E. and Leubner-Metzger, G. (2006) Seed dormancy and the control of germination. New Phytol. 171: 501523. Figura 18.6 Visser, T. (1956) Chilling and apple seed dormancy. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 59: 314-324; Grappin, P., Bouinot, D., Sotta, B,, Migniac, E, and Julien, M. (2000) After-ripening of tobacco seeds. Planta 210: 279-285. Figura 18.7 Liptay, A. and Schopfer, P. (1983) Effect of water stress, seed coat restraint, and abscisic acid upon different germination capabilities of two tomato lines at low temperature. Plant Physiol. 73: 935-938. Figura 18.8 Nonogaki, H, Bassel, G. W., and Bewley, J. D. (2010) Germination-Still a mystery. Plant Sci. 179: 574-581. Figura 18.9 Bethke, PC. Schuurink, R, and Jones, R. L. (1997) Hormonal signalling in cereal aleurone. J. Exp. Bot. 48: 13371356. Figura 18.10 Gubler, F., Kalla, R, Roberts, J. K., and Jacobsen, J. V. (1995) Gibberellin-regulated expression of a myb gene in barley aleurone cells: Evidence of myb transactivation of a high-plalpha-amylase gene promoter. Plant Cell 7: 1879-1891. Figura 18.13 Cleland, R. E. (1995) Auxin and cell elongation. In Plant Hormones

 and Their Role in Plant Growth and Development, 2nd ed., P.J. Davies, ed, Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 214-227,; Jacobs, M., and Ray, P.M. (1976) Rapid auxin-induced decrease in free space pH and its relationship to auxin-induced growth in maize and pea. Plant Physiol. 58: 203-209. Figura 18.16 Hartmann, H. T. and Kester, D. E. (1983) Plant Propagation: Principles and Practices, 4th ed. Prentice-Hall, Inc. NJ. Figura 18.17 Shaw, S., and Wilkins, M. B. (1973) The source and lateral transport of growth inhibitors in geotropically stimulated roots of Zea mays and Pisum sativum. Planta 109: 11-26. Figura 18.18 Baldwin, K.L,, Strohm, A. K., and Masson, P. H. (2013) Gravity sensing and signal transduction in vascular plant primary roots. Am. J. Bot. 100: 126-142. Figura 18.19 Blilou, 1, Xu,]., Wildwater, M., Willemsen, V. Paponov, I., Friml, J., Heidstra, R, Aida, M., Palme, K., and Scheres, B. (2005) The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in Arabidopsis roots. Nature 433: 39-44. Figura 18.20 Volkmann, D, and Sievers, A. (1979) Graviperception in multicellular organs. In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 7: Physiology of Movements, W. Haupt and M. E. Feinleib eds., Springer-Verlag, New York, pp. 573-600. Figura 18.22 Fasano, J.M, Swanson, S.]., Blancaflor, E. B., Dowd, P. E., Kao, T.H,, and Gilroy, S. (2001) Changes in root cap pH are required for the gravity response ofthe Arabidopsis root. Plant Cell 13: 907921. Figura 18.23 lino, M., and Briges, W.R. (1984) Growth distribution during first positive phototropic curvature of maize coleoptiles. Plant Cell Environ. 7. 97-104. Figura 18.24 Christie,]. M,, Yang, H., Richter, G. L. Sullivan, S., Thomson, €. E, Lin, J. Titapiwatanakun, B, Ennis, M., Kaiserli, E. Lee, O. R, et al. (2011) photl inhibition of ABCB19 primes lateral auxin fluxes in the shoot apex required for phototropism. PLoS Biol. 9: 1001076. DOI: 10.1371/journal. pbio.1001076. Figura 18.27 Le,J, Vandenbussche, F., De Cnodder, T., Van Der Straeten, D., and Verbelen, J.-P. (2005) Cell elongation and microtubule behavior in the Arabidopsis hypocotyl: Responses to ethylene and auxin. J. Plant Growth Regul. 24: 166-178. Figura 18.28 Binder, B.M, O'Malley, R.C,, Moore, J. M., Parks, B. M, Spalding, E. P, and Bleecker, A. B. (2004a) Arabidopsis seedling growth response and recovery to ethylene: A kinetic analysis. Plant Physiol. 136: 2913-2920; Binder, B. M, Mortimore, L. A., Stepanova,

A. N., Ecker,J. R, and Bleecker, A. B. (2004b) Short term growth responses to ethylene in Arabidopsis seedlings are EIN3/EIL1 independent. Plant Physiol. 136: 2921-2927. Figura 18.29 Morgan, D.C, and Smith, H. (1979) A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural irradiation. Planta 145: 253-258. Figura 18.32 Busse, J. S. and Evert, R. F. (1999) Vascular differentiation and transition in the seedling of Arabidopsis thaliana (Brassicaceae). Int. J. Plant Sci. 160: 241251. Figura 18.33 Lacayo, €. 1. Malkin, A.], Holman, H.Y.N, Chen, L. Ding, S.Y. Hwang, M.S, and Thelen, M. P. (2010) Imaging cell wall architecture in single Zinnia elegans tracheary elements. Plant Physiol. 154: 121-133; Novo-Uzal, E., Fernández-Pérez, F., Herrero, J., Gutiérrez, J., Gómez-Ros, L.V., Bernal, M. A, Díaz, J., Cuello, J., Pomar, F, and Pedreho, M. A. (2013) From Zinnia to Arabidopsis: Approaching he involvement of peroxidases in lignification. J. Exp. Bot. 64: 3499-3518; Motose, H., Sugiyama, M, and Fukuda, H. (2004) A proteoglycan mediates inductive interaction during plant vascular development. Nature 429: 873-878. Figura 18.35 Bibikova, T, and Gilroy, S. (2003) Root hair development. J. Plant Growth Regul. 21:383-415. Figura 18.36 Abeles, F.B, Morgan, P. W,, and Saltveit, M. E. Jr. (1992) Ethylene in Plant Biology, 2nd ed. Academic Press, San Diego, CA. Figura 18.37 Petricka, J. J., Winter, C.M, and Benfey, P. N. (2012) Control of Arabidopsis root development. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 563-590. Figura 18.38 Van Norman, J.M, Zhang, J, Cazzonelli, C. 1. Pogson, B.J., Harrison, P.J., Bugg, T.D.H, Chan, K.X, Thompson, A.J., and Benfey, P. N. (2013) To branch or not to branch: The role of pre-patterning in lateral root formation. Development 140: 4301-4310. Capítulo 19 Figura 19.2 Besnard, F., Vernoux, T. and Hamant, O. (2011) Organogenesis from stem cells in planta: multiple feedback loops integrating molecular and mechanical signals. Cell. Mol. Life Sci. 68: 2885-2906. Figura 19.3 Sussex, 1.M. (1951) Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. Nature 167: 651-652. Figura 19.4 Waites, R., and Hudson, A. (1995) phantastica: a gene required for dorsoventrality of leaves in Antirrhinum majus. Development 121: 2143-2154. Figura 19.5 Townsley, B.T. and Sinha, N. R. (2012) A new development: Evolving concepts in leaf ontogeny. Annu. Rev. Plant Biol. 63: 535562. Figuras 19.5 e 19.6 Fukushima, K, and Hasebe, M. (2013) Adaxialabaxial polarity: The developmental basis of leaf shape

diversity. Genesis 52:1-18. Figura 19.7 Kang,]. and Sinha, N. R. (2010) Leaflet initiation is temporally and spatially separated in simple and complex tomato (Solanum lycopersicum) leaf mutants: A developmental analysis. Botany 88: 710-724. Figura 19.8 Hasson, A, Blein, T., and Laufs, P. (2010) Leaving the meristem behind: The genetic and molecular control of leaf patterning and morphogenesis. C. R. Biol. 333: 350-360. Figuras 19.10 e 19.11 Lau, S. and Bergmann, D.C. (2012) Stomatal development: A plant's perspective on cell polarity, cell fate transitions and intercellular communication. Development 139: 3683-3692. Figura 19.13 Balkunde, R, Pesch, M., and Hilskamp. (2010) Trichome patterning in Arabidopsis thaliana: From genetic to molecular models. Curr. Top. Dev. Biol. 91:299-321. Figura 19.14 Oing,L, and Aoyama, T. (2012) Pathways for epidermal cell differentiation via the homeobox gene GLABRA?: Update on the roles of the classic regulator. J. Integr. Plant Biol. 54: 7229-737. Figura 19.15 Sack, L., and Scoffoni, €. (2013). Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. New Phytol. 198: 983-1000. Figura 19.16 Lucas, W.J., Groover, A., Lichtenberger, R. Furuta, K. Yadav, S.-R., Helariutta, Y., He, X.-Q, Fukuda, H. Kang, J., Brady, S. M,, et al. (2013) The plant vascular system: Evolution, development and functions. J. Integr. Plant Biol. 55:294-388. Figura 19.17 Esau, K. (1953) Plant Anatomy. Wiley, New York. Figuras 19.19 e 19.20 Bayer, E. M. Smith, R. S., Mandel, T., Nakayama, N., Sauer, M., Prusinkiewicz, P., and Kuhlemeier, C. (2009) Integration of transport-based models for phyllotaxis and midvein formation. Genes Dev. 23:373-384. Figura 19.21 Lucas, W.J. Groover, A, Lichtenberger, R.,

Furuta, K., Yadav, S.-R., Helariutta, Y., He, X.-Q,, Fukuda, H, Kang, J. Brady, S.M., etal. (2013) The plant vascular system: Evolution, development and functions. J. Integr. Plant Biol. 55: 294388. Figura 19.22 Petrásek, J. and Friml, J. (2009) Auxin transport routes in plant development. Development 136: 2675-2688. Figura 19.23 Sawchuck, M.G, Edgar, A, and Scarpella, E. (2013) Pattering of leaf vein networks by convergent auxin transport pathways. PLoS Genet. 9(2): e1003294. DOI: 10.1371/ journal.pgen.1003294; Cheng, Y., Dai, X., and Zhao, Y. (2006) Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in Arabidopsis. Genes Dev. 20: 1790-1799. Figura 19.24 Aloni, R, Schwalm, K. Langhans, M,., and Ullrich, C. I. (2003) Gradual shifts in sites of free-auxin production during leaf-primordium development and their role in vascular differentiation and leaf morphogenesis in Arabidopsis. Planta 216: 841-853. Figura 19.25 Takiguchi, Y. Imaichi, R, and Kato, M. (1997) Cell division patterns in the apices of subterranean axis and aerial shoot of Psilotum nudum (Psilotaceae): Morphological and phylogenetic implications for the subterranean axis. Am. J. Bot. 84: 588596. Figura 19.28 Greb, T. Clarenz, O., Schafer, E., Miller, D., Herrero, R, Schmitz, G., and Theres, K. (2003) Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESOR gene in Arabidopsis reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. Genes Dev. 17: 1175-1187. Figuras 19.29 e 19.30 Domagalska, M. A. and Leyser, O. (2011) Signal integration in the control of shoot branching. Nature 12: 211-221. Figura 19.32 El-Showk, S., Ruonala, R., Helariutta, Y. (2013) Crossing paths: Cytokinin signalling and crosstalk. Development 140: 1373-1383. Figura 19.34 Mason, M. G. Ross, J. J., Babst, B. A., Wienclaw, B.N, and Beveridge, C. A. (2014) Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 111: 60926097. Figura 19.37 Hochholdinger, F, and Tuberosa, R. (2009) Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. Curr. Opin. Plant Biol. 12: 1172-177. Figura 19.39 Lynch, J. P. (2007) Roots of the second Green Revolution. Aust. J. Bot. 55: 493-512. Figura 19.40 Zhang, Z.., Liao, H., and Lucas, W.]J. (2014) Molecular mechanisms underlying phosphate sensing, signaling, and adaptation in plants. J. Integr. Plant Biol. 56: 192-220. Figura 19.41 Risopatron, J.P.M., Sun, Y.,

and Jones, B. J. (2010) The vasculat cambium: Molecular control of cellular structure. Protoplasma 247: 145-161. Capítulo 20 Tabela 20.1 Clark, J. R. (1983) Age-related changes in trees. J. Arboriculture 9: 201-205. Figura 20.8 Vince-Prue, D. (1975) Photoperiodism in Plants. McGraw-Hill, London; Salisbury, F. B. (1963) Biological timing and hormone synthesis in flowering of Xanthium. Planta 49: 518524; Papenfuss, H. D,, and Salisbury, F. B. (1967) Aspects of clock resetting in flowering of Xanthium. Plant Physiol. 42: 1562-1568. Figura 20.9 Coulter, M. W. and Hamner, K. C. (1964) Photoperiodic flowering response of Biloxi soybean in 72 hour cycles. Plant Physiol. 39: 848-856. Figura 20.10 Hayama, R, and Coupland, G. (2004) The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering responses of Arabidopsis and rice. Plant Physiol. 135: 677-684. Figura 20.12 Hendricks, S. B. and Siegelman, H. W. (1967) Phytochrome and photoperiodism in plants. Comp. Biochem. 27: 211-235; Saji, H. Vince-Prue, D., and Furuya, M. (1983) Studies on the photoreceptors for the promotion and inhibition of flowering in dark-grown seedlings of Pharbitis nil choisy. Plant Cell Physiol. 67: 1183-1189. Figura 20.13 Deitzer, G. (1984) Photoperiodic induction in long-day plants. In Light and the Flowering Process, D. Vince-Prue, B. Thomas, and K. E. Cockshull, eds., Academic Press, New York, pp. 51-63. Figura 20.15 Purvis, O. N., and Gregory, F. G. (1952) Studies in vernalization of cereals. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye. Ann. Bot. 1: 569-592. Figura 20.19 Liu, L., Zhu, Y., Shen, L., and Yu, H. (2013) Emerging insights into florigen transport. Curr. Opin. Plant Biol. 16: 607-613. Figura 20.22 Bewley, J. D., Hempel, F.D, McCormick, S., and Zambryski, P. (2000) Reproductive Development. In: Biochemistry and Molecular Biology of Plants, B. B. Buchanan, W. Gruissem, and R.L. Jones, eds., American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, pp. 807 Créditos das Ilustrações 988-1034. Figura 20.23 Meyerowitz, E.M. (2002) Plants compared to animals: The broadest comparative study of development. Science 295: 1482-1485; Krizek, B. A., and Fletcher, J. C. (2005) Molecular mechanisms of flower development: An armchair guide. Nat. Rev. Genet. 6: 688-698. Figura 20.27 Pelaz, S., Gustafson-Brown, C., Kohalmi, S. E., Crosby, W. L., and Yanofsky, M. F. (2001) APETALA1 and SEPALLATAS interact to promote flower development. Plant J. 26: 385-394. Figura 20.31 Busch, A, and Zachgo, 8. (2009) Flower symmetry

evolution: Towards understanding the abominable mystery of angiosperm radiation. BioEssays 31: 1181-1190. Capítulo 21 Figura 21.6 Gasser, €.S, and Robinson-Beers, K. (1993) Pistil development. Plant Cell 5: 12311239. Figura 21.10 Johnson, M. A, and Lord, E. (2006) Extracellular guidance cues and intracellular signaling pathways that direct pollen tube growth. In Plant Cell Monographs, Vol. 3: The Pollen Tube, R. Malho, ed. Springer, New York, p. 223-242; Williams, J. H. (2012) Pollen tube growth rates and the diversification of flowering plant reproductive cycles. Int.J. Plant Sci. 173: 649-661. Figura 21.11 Bowman, J. (1994) Arabidopsis: An atlas of morphology and development. Springer-Verlag, New York; Edlund, A.F. Swanson, R. and Preuss, D. (2004) Pollen and stigma structure and function: The role of diversity in pollination. Plant Cell 16(Suppl. 1): S84-S97. Figura 21.12 Konrad, K.R, Wudick, M. M, and Feijó, J. A. (2011) Calcium regulation of tip growth: New genes for old mechanisms. Curr. Opin. Plant Biol. 14: 721-730. Figura 21.13 Cheung, A. Y., Nirooman, S., Zou, Y., and Wu, H. M. (2010) A transmembrane formin nucleates subapical actin assembly and controls tip-focused growth in pollen tubes. Proc. Natl. Acac. Sci. USA 107: 1639016395. Figura 21.16 Higashiyama, T. Kuroiwa, H., Kawano, S., and Kuroiwa, T. (1998) Guidance in vitro of the pollen tube to the naked embryo sac of Torenia fournieri. Plant Cell 10: 2019-2031. Figura 21.22 Debeaujon, 1. Nesi, N, Perez, P. Devic, M., Grandjean, O. Caboche, M., and Lepinieca, L. (2003) Proanthocyanidin-accumulating cells in Arabidopsis testa: Regulation of differentiation and role in seed

 development. Plant Cell 15: 25142531. Figura 21.23 Cosségal, M, Vernoud, V., Depege, N., and Rogowsky, P. M. (2007) The embryo surrounding region. Plant Cell Monogr. 8: 57-71. DOI: 10.1007/7089. 2007. 109. Figura 21.24 Olsen, O.-A. (2004) Nuclear Endosperm Development in Cereals and Arabidopsis thaliana. Plant Cell 16(Suppl 1): S214-S227. Figura 21.25 Otegui, M.S. (2007) Endospern cell walls: Formation, composition, and functions. Plant Cell Monogr. 8: 159-178. Figura 21.26 Olsen, O.-A. (2004) Nuclear Endosperm Development in Cereals and Arabidopsis thaliana. Plant Cell 16(Suppl 1): S214-S227. Figura 21.27 Li, J., and Berger, F. (2012) Endosperm: Food for humankind and fodder for scientific discoveries. New Phytol. 195: 290-305. Figura 21.28 Becraft, P.W, and Yi, G. (2011) Regulation of aleurone development in cereal grains. J. Exp. Bot. 62: 1669-1675. Figura 21.29 Haughn, G. and Chaudhury, A. (2005) Genetic analysis of seed coat development in Arabidopsis. Trends Plant Sci. 10: 472477. Figura 21.30 Verdier, J., Lalanne, D,, Pelletier, S., Torres-Jerez, I., Righetti, K. Bandyopadhyay, K. Leprince, O., Chatelain, E., Vu, B. L., Gouzy, J, et al. (2013) A regulatory network-based approach dissects late maturation processes related to the acquisition of desiccation tolerance and longevity of Medicago truncatula seeds. Plant Physiol. 163: 757-774. Figura 21.31 Delahaie, J., Hundertmark, M., Bove, J., Leprince, O. Rogniaux, H, and Buitink, J. (2013) LEA polypeptide profiling of recalcitrant and orthodox legume seeds reveals ABI3-regulated LEA protein abundance linked to desiccation tolerance. J. Exp. Bot. 64: 4559-4573. Figuras 21.33 e 21.34 Seymour, G. B., Ostergaard, L. Chapman, N. H, Knapp, 8, and Martin, €. (2013) Fruit development and ripening. Annu. Rev. Plant Biol. 64: 219241. Figura 21.34 Pabón-Mora, N., and Litt, A. (2011) Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. Am. J. Bot. 98: 1415-1436. Figura 21.35 Fray, R. F, and Grierson, D. (1993) Identification and genetic analysis of normal and mutant phytoene synthase genes of tomato by sequencing, complementation and co-suppression. Plant Mol. Biol. 22: 89-602. Figura 21.37 Oeller, P.W., u, M. W, Taylor, L. P, Pike, D. A. and heologis, A. (1991) Reversible inhibition f tomato fruit senescence by antisense Q1 one RNA. Science 254: 437-439; Grierson, D. (2013) Ethylene and the control of fruit ripening. In The Molecular

Biology and Biochemistry of Fruit Ripening, G. B. Seymour, G. A. Tucker, M. Poole, and J.J. Giovannoni, eds., Wiley-Blackwell, Oxford, UK, p. 216. Figura 21.38 Dilley, D. R. (1981) Assessing fruit maturity and ripening and techniques to delay ripening in storage. Proc. Mich. State Hort. Soc. 11: 132-146, Figura modified in Kupferman, E. (1986) The role of ethylene in determining apple harvest and storage life. Postharvest Pomology Newsletter, 4(1), http:// postharvest.tfrec.wsu.edu/pages/N4I1C (accessed September 2014). Figura 21.40 Seymour, G. B., Gstergaard, L. Chapman, N. H, Knapp, S,. and Martin, C. (2013) Fruit development and ripening. Annu. Rev. Plant Biol. 64: 219-241. Capítulo 22 Tabela 22.1 Thomas, H. (2013) Senescence, ageing and death of the whole plant. New Phytol. 197: 696-711. DOI: 10.1111/nph.12047. Figura 22.7 Bassham, D.C, Laporte, M, Marty, F. Moriyasu, Y., Ohsumi, Y, Olsen, L. J., and Yoshimoto, K. (2006) Autophagy in development and stress response of plants. Autophagy 2: 2-11; Yoshimoto, K., Hanaoka, H., Sato, S., Kato, T., Tabata, S., Noda, T. and Ohsumi, Y. (2004) Processing of ATG8s, ubiquitin-like proteins, and their deconjugation by ATG4s are essential for plant autophagy. Plant Cell 16: 2967-2983. Figura 22.9 Stahl, E. (1909) Zur biologie des chlorophylls: Laubfarbe und himmelslicht, vergilbung und etiolement. G. Fisher Verlag, Jena, Germany. Figuras 22.11 e 22.13 Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardestrom, P. and Jansson, S. (2005) A cellular timeTabela of autumn senescence. Plant Physiol. 139: 1635-1648. Figura 22.14 Krupinska, K., Mulisch, M., Hollmann, J., Tokarz, K., Zschiesche, W., Kage, H, Humbeck, K, and Bilger, W. (2012) An alternative strategy of dismantling of the chloroplasts during leaf senescence observed in a high-yield variety of barley. Physiol. Plant. 144: 189-200. Figura 22.15 Wada,S, Ishida, H. Izumi, M., Yoshimoto, K., Ohsumi, Y., Mae, T, and Makino, A. (2009) Autophagy plays a role in chloroplast degradation during senescence in individually darked leaves. Plant Physiol. 149: 885893. Figura 22.17 Breeze, E., Harrison, E. McHattie, S., Hughes, L., Hickman, R, Hill C. Kiddle, S., Kim, Y.-S., Penfold, C. A., Jenkins, D., etal. (2011) High-resolution temporal profiling of transcripts during Arabidopsis leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation. Plant Cell 23:873-894. Figura 22.19 Uauy, C., Distelfeld, A., Fahima, T. Blechl, A. and Dubcovsky, J. (2006) ANAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. Science 314: 1298-1301. Figura 22.20 Gan,

SS. and Amasino, R.M. (1995) Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. Science 270: 1986-1988. Figura 22.21 Mothes, K, and Schiútte, H. (1961) Uber die akkumulation von alpha-aminoisobuttersâure in blattgewebe unter dem einflub von kinetin. Physiol. Plant. 14: 72-75. Figura 22.23 Vahala, J., Ruonala, R., Keinânen, M., Tuominen, H., and Kangasjárvi, J. (2003) Ethylene insensitivity modulates ozone-induced cell death in birch (Betula pendula). Plant Physiol. 132: 185-195. Figura 22.24 Morgan, P.W. (1984) Is ethylene the natural regulator of abscission? In Ethylene: Biochemical, Physiological and Applied Aspects, Y. Fuchs and E. Chalutz, eds., Martinus Nijhoff, The Hague, Netherlands, pp. 231-240. Figura 22.25 Aalen, R.B, Wildhagen, M, Sto, I. M., and Butenko, M. A. (2013) IDA: A peptide ligand regulating cell separation processes in Arabidopsis. J. Exp. Bot. 64: 5253-5261. Figura 22.28 Sillett, S.C, van Pelt, R, Koch, G. W. Ambrose, A. R. Carroll, A. L. Antoine, M. E. and Mifsud, B. M. (2010) Increasing wood production through old age in tall trees. For. Ecol. Manage. 259: 976-994. Figura 22.29 Stephenson, N.L., Das, A.J., Condit, R, Russo, S. E., Baker, P.J., Beckman, N. G., Coomes, D. A. Lines, E. R, Morris, W. K, Rúger, N, et al. (2014) Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. Nature 507: 90-93. Capítulo 23 Figura 23.1 van Dam, N.M. (2009) How plants cope with biotic interactions. Plant Biol. 11: 1-5. Figura 23.2 Gough, €. and Cullimore, J. (2011) Lipo-chitooligosaccharide signaling in endosymbiotic plantmicrobe interactions. Mol. Plant Microbe Interact. 24: 867-878; Markmann, K,, and Parniske, M. (2009) Evolution of

root endosymbiosis with bacteria: How novel are nodules? Trends Plant Sci. 14: 77-86. Figura 23.3 Oldroyd, G. E. D., and Downie, A. (2004) Calcium, kinases and nodulation signalling in legumes. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 5: 566-576. Figura 23.4 Goh, C.-H, Veliz Vallejos, D. F. Nicotra, A. B., and Mathesius, U. (2013) The impact of beneficial plant-associated microbes on plant phenotypic plasticity. J. Chem. Ecol. 39: 826-839. Figura 23.21 Christmann, A, and Grill, E. (2013) Electric defence. Nature 500: 404-405. Figura 23.24 Goodspeed, D., Chehab, E. W., Min-Venditti, A., Braam, J., and Covington, M. F. (2012) Arabidopsis synchronizes jasmonate-mediated defense with insect circadian behavior. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 109: 4674-4677. Figura 23.27 Boller, T., and Felix, G. (2009) A Renaissance of elicitors: Perception of microbe-associate molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. Annu. Rev. Plant Biol. 60: 3879-406. Capítulo 24 Tabela 24.2 Jones, R, Ougham, H, Thomas, H., and Waaland, S. (2013) The Molecular Life of Plants. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK, p. 567. Tabela 24.3 Lyons, J. M., Wheaton, T.A, and Pratt, H. K. (1964) Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants. Plant Physiol. 39: 262-268. Figura 24.5 Boyer,].S. (1970) Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. Plant Physiol. 46: 236239. Figura 24.6 Mittler, R. (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. Trends Plant Sci. 11: 15-19. Figura 24.7 Mittler, R, and Blumwald, E. (2010) Genetic engineering for modern agriculture: Challenges and perspectives. Ann. Rev. Plant Biol. 61: 443-462. Figura 24.8 Mittler, R,, Finka, A, and Goloubinoff, P. (2012) How do plants feel the heat? Trends Biochem. Sci. 37: 118-25. Figura 24.9 Reddy, A.S. Ali, G.8. Celesnik, H. and Day, 1. S. (2011) Coping with stresses: Roles of calcium- and calcium/ calmodulin-regulated gene expression. Plant Cell 23: 2010-2032. Figura 24.12 Smékalová, V. Doskoc'ilová, A., Komis, G., and Samaj, J. (2013) Crosstalk between secondary messengers, hormones and MAPK modules during abiotic stress signalling in plants. Biotechnol. Adv. 32: 2-11. DOI: 10.1016/). biotechadv.2013.07.009. Figura 24.13 Lata, C. and Prasad, M. (2011) Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants. J. Exp. Bot. 62: 4731-4748. Figura 24.14 Mittler, R, Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G,, Tognetti, V. B.,

Vandepoele, K. Gollery, G. Shulaev, V., and Van Breusegem, F. (2011) ROS signaling: The new wave? Trends Plant Sci. 16: 300-309; Suzuki, N., Miller, G., Salazar, C., Mondal, H. A. Shulaev, E., Cortes, D. F., Shuman, J.L. Luo, X, Shah, J., Schlauch, K,, et al. (2013) Temporal-spatial interaction 809 Créditos das Ilustrações between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. Plant Cell 25: 3553-69. Figura 24.15 Gutzat, R, and Mittelsten-Scheid, O. (2012) Epigenetic responses to stress: Triple defense? Curr. Opin. Plant. Biol. 15: 568-573. Figura 24.20 Jones, R., Ougham, H, Thomas, H,, and Waaland, S. (2013) The Molecular Life of Plants. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK, p. 568. Figura 24.21 Baneyx, F. and Mujacic, M. (2004) Recombinant protein folding and misfolding in Escherichia coli. Nat. Biotechnol. 22: 1399-1408. Figura 24.24 Beardsell, M. F., and Cohen, D. (1975) Relationships between leaf water status, abscisic acid levels, and stomatal resistance in maize and sorghum. Plant Physiol. 56: 207-212. Figura 24.25 McAinsh, M. R. Brownlee, C., and Hetherington, A. M. (1990) Abscisic acid-induced elevation of guard cell cytosolic Ca? precedes stomatal closure. Nature 343: 186-188. Figura 24.28 Sánchez-Calderón, L., Ibarra-Cortés, M. E., and Zepeda-Jazo, I. (2013) Root development and abiotic stress adaptation. In Abiotic Stress-Plant Responses and Applications in Agriculture, K. Vahdati and €. Leslie, eds. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 135-168. DOL 10.5772/45842. Figura 24.29 Saab, IN, Sharp, R. E, Pritchard, J. and Voetberg, G. S. (1990) Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. Plant Physiol. 93:1329-1336.

Créditos das Fotografias Aberturas de Unidades e Capítulos Capítulos 1e 2: O Vilor/istock. Unidade |: AntiMartina/istock. Unidade Il: suriyasilsaksom/istock. Unidade Ill: O Petegar/istock. Capítulo 1 1.3: David McIntyre. 1.29: O Sebastian Kaulitzki/ Shutterstock. Capítulo 2 2.8: oleracea: O Jim Mills/istock; carinata: O C. Schmitt/Shutterstock; nigra: O Roger Whiteway/istock; juncea: O Suzannah Skelton/istock; rapa: O Chun-Tso Lin/Shutterstock; napus: O Peter Austin/istock. Capítulo 3 3.12: David McIntyre. Capítulo 4 4.5: David Mcintyre. 4.6B: O Steve Gschmeissner/ Science Source. 4.12B: O age fotostock Spain, S.L./Alamy. 4.12C: O Ray Simons/Science Source. Capítulo 6 6.19: O Biodisc/Visuals Unlimited/ Alamy. Capítulo 7 7.9: O Biophoto Associates/Science Source. Capítulo 11 11.1:0].N. A. Lott/Biological Photo Service. 11.2: O P. Gates/Biological Photo Service. Capítulo 13 13.9: David McIntyre. 13.10: O Dr. Peter Siver/Visuals Unlimited. Capítulo 14 14.1: O Andrew Syred/Science Source. 14.3A: David McIntyre. 14.3B: O Biophoto Associates/Science Source. 14.3€: O Dennis Drenner/Visuals Unlimited, Inc. Capítulo 15 15.1A: O Nigel Cattlin/ Alamy. 15.1B: O blickwinkel/Alamy. 15.1C: O Steven Sheppardson/ Alamy. 15.1D, E: David McIntyre. 15.10A, €: O Sylvan Wittwer/ Visuals Unlimited. 15.13: O Ray Simons/ Science Source. 15.27: O blickwinkel/ Alamy. Capítulo 16 16.1: O Shosei/Corbis. 16.2: O Nigel Cattlin/Alamy. 16.5: David Mcintyre. Capítulo 17 17.1A: O David L. Moore/Alamy. 17.1B: David McIntyre. Capítulo 18 18.3: O Larry Larsen/Alamy. Capítulo 19 19.9A: O Dr. Ken Wagner/Visuals Unlimited, Inc. 19.9B: O Robert Harding Picture Library Ltd/Alamy. 19.9C: O Jon Bertsch/Visuals Unlimited, Inc. 19.9D: O Garry DeLong/Science Source. 19.12: O Dr. Stanley Flegler/Visuals Unlimited, Inc. 19.15: David McIntyre. 19.25A: O William Ormerod/Visuals Unlimited, Inc. 19.33B: David Mclntyre. 19.35: 0 C.]. Wheeler/Alamy. 19.36: O Heidi Natura/Conservation Research Institute. 19.37B: O BW Hoffmann/AGE Fotostock. Capítulo 20 20.30A: O Artex67/istock. Capítulo 21 21.4A: O Scientifica/RMF/ Visuals Unlimited, Inc. 21.5: Courtesy of David Twell (Department of Biology) and Stefan Hyman (Electron microscopy Laboratory), University of Leicester. 21.16A: O blickwinkel/Alamy. 21.34A: O brozova/istock. 21.36, 21.39A: David McIntyre. 21.41: Courtesy of Andy Davis, John Innes Centre. Capítulo 22 22.1: O Chuck Savage/ Corbis. 22.8: O Chris Wildblood/Alamy. 22.22A: O Biodisc/Visuals

Unlimited, Inc. 22.27: O WildPictures/Alamy. Capítulo 23 23.7: Courtesy of Agong1/Wikipedia. 23.23: David McIntyre. 23.244: Courtesy of Alton N. Sparks, Jr. University of Georgia, Bugwood.org. 23.36: O Biodisc/Visuals Unlimited, Inc.

Índice Os números de página em itálico indicam que a informação se encontra em uma figura ou tabela. A ABA. Ver Ácido abscísico Abacaxi (Ananas comosus), 612 Abertura do gancho plumular, 539 Abertura estomática dependente da luz ativação pela luz da bomba de prótons na membrana plasmática das células-guarda, 271-273, 275 atividade osmótica da sacarose nas células-guarda, 275-276 cinética e período de atraso das respostas à luz azul, 273, 275 regulação pela luz azul do balanço osmótico das células-guarda, 273, 275 resposta das células-guarda à luz azul, 270-272, 272-273 reversão pela luz verde da abertura estimulada pela luz azul, 278-280 Aberturas, dos grãos de pólen, 628-629 Abeto-de-douglas (Pseudotsuga menziesii), 137-138, 583 Abóbora, 287-288 Abobrinha. Ver Cucurbita pepo ABP1, 422-428, 436 Abronia A. umbellata, 726 A, villosa, 599 Abscisão após a senescência, 671-673 definição, 665 Abscisão foliar ajustamento temporal e regulação, 684-686 fases de desenvolvimento, 684686 zona de abscisão, 684-686 Absorção da água fases durante a germinação da semente, 520-523 modificação da arquitetura do sistema de raízes para otimizar, 579 pelas raízes, 100-105 Absorção de dióxido de carbono razão da transpiração, 116-117 transpiração e, 99-100, 110-111, 112-114 Absorção de nutrientes absorção de água pelas raízes, 100-105 absorção de íons minerais pelas raízes, 134-140 efeito da rizobactérias na, 697698 efeito das propriedades do solo na, 131-134 modificação da arquitetura do sistema de raízes para otimizar, 579 por pelos das raízes, 100-102, 136-137, 164-165 redes micorrízicas e, 583 Abutilon, 39-40, 40-41, 102-103 Acacia, 554, 627 Açafrão-do-outono, 58-59 Acanthus mollis (acanto, pé-de-urso), 305-306 ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico), 423, 426, 429, 431,586-587 ACC-oxidase (ACO), 423, 426, 658-659, 659-660, 748-750 ACC-sintase (ACS), 423, 426, 658-659, 659-660, 660-661, 747, 748-750 Acelga-chinesa, 58-59 Aceptor de elétrons artificial, 178-179 localização no cloroplasto, 18182, 182-183 na fotossíntese, 172-173 no PSI, 192-194 redução pela clorofila excitada, 86-188 Y, 189 Aceptores artificiais de elétrons, 178-179 Acer pseudoplatanus (sicômoro), 585 Acetaldeído, 320, 319, 321 Acetil-CoA biossíntese de ácidos graxos, 346, 347 ciclo do ácido cítrico, 328-329 ciclo do glioxilato, 349-351 efeito na atividade da piruvato desidrogenase, 338 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 metabolismo do

PEP e do piruvato, 330-331 Acetil-CoA carboxilase, 346, 347, 1485-486 Acetilação, 65, 67-68 Acetoacetil-ACP, 346, 347 Acetobacter, 361-362 A. diazotrophicus, 362-363 Acetossiringona, 75-76 Ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), 423, 426, 429, 431,586-587 Ácido 1-naftaleno-acético (ANA), 417 Ácido 1-naftoxiacético, 488-489 Ácido 12-0xo-Z-9-decenoico, 714 Ácido 13-hidroperóxi-linolênico, 714 Ácido 2-metóxi-3,6-diclorobenzoico (dicamba), 417 Ácido 2,3,5-tri-iodobenzoico (TIBA), 576 Ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), 417, 422-423 Ácido 3-indolacético (ALA) absorção e efluxo, 486-490 biossíntese, 420-423 estrutura, 415-416 gravitropismo nos coleóptilos, 528-529 no fototropismo, 535-539 regulação homeostática, 422423, 423 transportadores nas raízes, 532-533 Ver também Auxina Ácido 3-indolacético-amido sintase, 747 Ácido 5-aminolevulínico, 200 Ácido abiético, 702 Ácido abscísico (ABA) biossíntese, 423, 426, 428 como um regulador positivo da senescência, 680-681 dormência primária e, 516-517 em respostas ao estresse abiótico, 744-746 estrutura, 415-416 fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 472-473, 735-736, 754-757 funções do, 418-419, 419-420 inibição da síntese da a-amilase estimulada por GA, 5923-524, 526-527 na maturação da semente, 654655 níveis de flutuação em tecidos vegetais, 426, 428 razão ABA:GA como o determinante primário da dormência da semente, 517-520 regulação da razão entre as biomassas da raiz e da parte aérea durante o estresse hídrico, 757-758 resposta do parênquima do xilema ao, 165-166 transporte no floema, 312-313 Ácido alantoico, 294, 367-368 Ácido ascórbico, 332-333, 338-340 Ácido azelaico, 721-722 Ácido bórico, 160-161, 165-166 Ácido cianídrico, 704-705 Ácido cítrico (citrato) ciclo do ácido cítrico, 328-329 como um quelador de ferro, 124-125, 371-373 durante o amadurecimento de frutos, 658-659 no metabolismo da PEP e do piruvato, 330-331 transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334, 335 Ácido desoxirribonucleico (DNA) cromatina, 51-52 estudos de mutagênese, 72-74 metilação (ver Metilação do DNA) replicação durante o ciclo celular, 35-37 Ácido dietilenotriaminapentacético (DTPA), 124, 124-125 Ácido esteárico, 344, 346, 753 Ácido etilenodiamina-N,N'-bi(o-hidroxifenilacético) (0,0EDDHA), 124 Ácido etilenodiaminatetracético (EDTA), 124 Ácido fenilacético, 417 Ácido ferúlico, 389-390 Ácido fórmico, 699 Ácido fosfatídico como um mensageiro secundário, 413-415, 415, 472-473 estrutura,

343-344 síntese, 346, 347 Ácido galacturônico, 382-383, 388 Ácido gama-aminobutírico (GABA), 328-329

812 Índice Ácido giberélico (GAs) descoberta do, 417-418 “doença da planta boba” e, 715-717 em resposta aos estresses abióticos, 747 interações com ácido salicílico, 747 Ácido glicurônico, 382-383 Ácido glutâmico, 200 Ácido graxo sintase, 344, 346, 347 Ácido indol-3-butírico (AIB), 422-423 Ácido isocítrico (isocitrato) ciclo do ácido cítrico, 328-329 ciclo do glicoxilato, 349-350, 350-351 no metabolismo de PEP e piruvato, 330-331 transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334 Ácido jasmônico (AJ) biossíntese, 708-710 desenvolvimento de pelos das raízes e, 546-547 estrutura, 415-416 indução de proteínas antidigestivas, 710, 712 indução de respostas de defesa aos insetos herbívoros, 348349, 708-710 mediação da sinalização pela maquinaria da ubiquitinação e degradação de proteínas, 439440, 440 na produção sistêmica de inibidores de proteinases, 710, 712, 711 no desenvolvimento de tricomas foliares, 565 regulação da resposta de defesa pelos ritmos circadianos mediada pelo AJ, 714, 715 regulação da senescência foliar, 681-683 regulação descendente pela sinalização de cálcio, 708-709 resistência sistêmica induzida e, 723-724, 7204-705 resposta à sinalização elétrica durante a herbivoria por insetos, 712-713 resposta aos eliciadores derivados de insetos, 706-708 Ácido jasmônico-isoleucina (AJ-Ie), 709-710 Ácido láurico, 344, 346 Ácido linoleico, 11, 13, 344, 346, 658-659, 753 Ácido linolênico, 11, 13, 344, 346, 348-349, 658-659, 753 Ácido málico, 261, 371-373, 658659 Ácido mirístico, 12, 11, 13, 344, 346 Ácido N-1-naftilftalâmico (NPA), 489-490, 539 Ácido nítrico fixação fotoquímica de nitrato, 355-356 pH do solo e, 133-134 Ácido oleico, 11, 13, 344, 346, 753 Ácido oxálico, 699 Ácido palmítico, 12, 11, 13, 344, 346, 753 Ácido pentético, 124, 124-125 Ácido piscídico, 371-373 Ácido salicílico (AS) como um regulador positivo de senescência, 681-683 estrutura, 415-416 interações com ácido giberélico nas respostas ao estresse abiótico, 747 na resposta hipersensível, 720 nas flores termogênicas, 336337 regulação na resposta de defesa por ritmos circadianos, 715 resistência sistêmica adquirida e, 721-724 resposta de defesa aos sugadores de floema, 707-708 Ácido silícico, 160-161 Ácido sulfúrico, 133-134, 368-369 Ácido tartárico, 370, 699 Ácidos dicarboxílicos, 333-334, 335 Ácidos graxos biossíntese, 344, 346, 347 eliciadores derivados de insetos, 706-708 estruturas, 344, 346 na síntese de glicerolipídeos, 346-349 nos lipídeos de membranas

de plantas sensíveis ao resfriamento e plantas resistentes ao resfriamento, 752, 753 B-oxidação, 23-24, 349-351 saturados e insaturados, 11, 13 triacilgliceróis, 343-344, 346 Ácidos graxos de cadeia muito longa (VLCFAS), 485-486 Ácidos graxos insaturados, 11, 13, 344, 346 Ácidos graxos poli-insaturados, 752, 753 Ácidos graxos saturados, 11, 13, 344, 346, 752, 753 Ácidos orgânicos, na seiva do floema, 291-292 Ácidos ribonucleicos (RNAs) como sinais móveis no floema, 312-314 mecanismos regulando a estabilidade, 67-68 na seiva do floema, 292-293 Ácidos tricarboxílicos, 333-334, 335 Ácidos urônicos, 382-383 Acil-ACP, 344, 346, 347 Acil-CoA graxo, 350-351 Acil-CoA graxo sintetase, 349350, 350-351 Acil-CoA:DAG-aciltransferase, 348-349 Acil hidrolases, 413-415 Aclimatação ajuste osmótico ao solo seco, 748-750 alteração dos lipídeos de membrana em resposta ao estresse abiótico, 752-753 alterações metabólicas das plantas, 759-760 chaperonas moleculares e anteparos moleculares na, 751752 definição, 733 desenvolvimento do aerênquima em resposta à hipoxia, 748-751 exclusão e tolerância interna de íons tóxicos, 753-754 fechamento estomático induzido pelo ABA durante o extresse hídrico, 472-473, 735-736, 754-757 plasticidade fenotípica na, 756758 proteínas crioprotetoras e anticongelamento, 753-755 resposta das folhas ao sol e à sombra, 249-251 rotas antioxidantes e de inativação de EROs em resposta ao estresse oxidativo, 750-752 tolerância interna de metais pesados mediante fitoquelatinas e queladores, 753-754 tolerâncias das plantas às flutuações ambientais e, 733-734 Aclimatação sistêmica adquirida (SAA), 743-744, 744-745 Acompanhamento do sol, 249, 447 Aconitase, 328, 328-329, 349-350 Aconitato, 333-334 18:0-ACP-dessaturase, 347 Acrópeto, 529-530 Actina, 28-30, 29,31 Ver também Actina F; Microfilamentos Actina F movimento dos cloroplastos regulados por fototropinas e, 469-471 no fragmoplasto, 39 nos microfilamentos de actina, 30, 29,31 Actina G, 28-29, 30, 29, 31 Açúcar da beterraba (Beta vulgaris), 134-135, 266-267, 291-292, 300 Açúcar nucleotídeo polissacarídeo glicosiltransferases, 386 Açúcares análise dos isótopos de carbono, 265-267 carga do floema, 300-306 gliconeogênese, 321-323 hipótese de amido-açúcar do movimento estomático, 273, 275 hipótese de amido-açúcar nos cloroplastos das células-guarda, 274, 275 importação pelos drenos, 305308 metabólitos secundários tóxicos conjugados com, 702-705 na seiva do floema, 291-292, 292-293, 294 nas paredes celulares, 382-383

regulação da senescência foliar, 680-681 translocação no floema, 285286, 293, 295-296 (ver também Translocação no floema) Ver também Frutose; Glicose; Sacarose Açúcares-alcoóis, 292-293, 294, 305-306, 748-750 Açúcares fosfato, 208-209 Açúcares não redutores, 292-293, 294 Açúcares redutores, 292-293, 294 Acúleos, 698-699 Adaptação, 733 Adenilato quinase, 222, 224 Adeninas nucleotídeos, 338-339 Adenosina-5"-fosfossulfato (APS), 368-370 Adesão capilaridade e, 85-86 definição, 84-85 Adesão celular, pectinas e, 388 Adesina no estigma/estilete rica em cisteína (SCA), 637-638 Adiantum, 276 ADP-glicose, 233, 234, 235 ADP-glicose pirofosfato, 310-311 ADP-glicose pirofosforilase, 233, 234, 238-239 Aerênquima, 341-343, 748-751 Aerênquima induzido, 748-750, 750-751 Aeroponia, 122-123, 123-124 Aeschynomene, 362-363 Aesculus hippocastanum (castanha-da-índia), 577-578 Afídeos coleta da seiva do floema com, 292-293 resposta dos genes R vegetais aos efetores, 718-719 rotas de sinalização vegetal ativadas por, 707-708 Agave, 686-687, 687-688 Agave, 699 A. americana, 686-687, 687-688 A. weberi, 699 Aglicona, 704 Agricultura aumentando a biomassa por engenharia genética da fotorrespiração, 218-221 controle e manipulação do amadurecimento do fruto, 661-662 esterilidade masculina citoplasmática, 640-641 impacto nas micorrizas, 138139 pesquisa para aumentar a tolerância das culturas vegetais ao estresse abiótico, 759-760 Ver também Culturas vegetais Agrobacterium tumefaciens, 75-76

Água absorção pelas raízes, 100105 (ver também Absorção da água) crescimento celular expansivo e, 396-397 difusão e osmose, 86-89 elementos essenciais obtidos da, 120-121 estado fisicamente metaestável no xilema, 108-110 estrutura e propriedades, 83-87 hidratação do pólen sobre o estigma, 634 movimento através das membranas via aquaporinas, 95-97 (ver também Movimento da água) na vida da planta, 83-84 nas paredes celulares primárias, 391-393 no solo, 99-102 oxidação pelo PSII na fotossíntese, 188-189 potencial químico e energia livre, 88-89 produção no transporte mitocondrial de elétrons, 330-331, 331 relação da absorção do dióxido de carbono e perda de água da planta, 99-100 Água do solo movimento da, 99-102 nutrientes minerais e, 131-133 potencial de pressão e a teoria de coesão-tensão de ascensão da seiva, 107-109 potencial hídrico do solo, 100102 visão geral do continuum solo-planta-atmosfera, 116-117 AIA. Ver Auxina; Ácido 3-indolacético ATAH, 486-489 Aipo (Apium graveolens), 42-43, 516-517 Ajuste osmótico, 748-750 Álamos micorrizas, 137-139 senescência foliar sazonal, 673675, 675 Alanina na fotossíntese C,, 222, 224 rota biossintética, 359-360, 360-361 Alantoína, 294, 367-368 Alcaloides, 699-700 Alchemilla vulgaris, 103-105 Álcool desidrogenase, 320, 32223, 660-661 dolase, 204-205, 208, 238-239, 20 elopatia, 693, 725-726 face (Lactuca sativa), 449-451, 18-520, 546-547 fafa (Medicago) dormência da semente imposta pela casca, 516-517 DyPEvPoyor movimento das folhas para reduzir o excesso de energia luminosa, 254-255 rizóbios simbiontes, 362-363 sistema de raízes pivotantes, 134-135 Algas, movimento dos cloroplastos para reduzir a energia luminosa, 253-254 Algas verdes, 148-149 Algodoeiro (Gossypium hirsutum) abscisão foliar em resposta ao estresse hídrico, 756-757 curva de pressão-volume e pressão de turgor, 95-96 Allard, Henry, 597 Allium cepa. Ver Cebola Alongamento celular auxina e a hipótese do crescimento ácido, 528-529 na resposta ao fototropismo, 535-536 nos meristemas, 5, 8-9 Alongamento do caule induzido por auxina durante o estabelecimento da plântula, 524, 526-529 inibição pelos fotorreceptores de luz azul e de luz vermelha, 466-467 Alonsoa A, meridionalis, 305-306 A. warscewiczii, 291 Alopoliploides, 56-60, 60-61 Alotetraploides, 60-61 Alpiste (Phalaris canariensis), 417 Alternância de gerações, 2-5, 625-627 Alumínio acumulação em tecidos vegetais, 122-123

impacto do estresse nas plantas, 7236-737 nas partículas do solo, 131-132 Amadurecimento de frutos climatérico, 340-341, 658-660 controle epigenético do, 660662 definição, 657-658 enzimas degradadoras de paredes celulares, 658-659 etileno e, 658-661 importância comercial e manipulações, 661-662 mecanismos moleculares de controle, 660-661, 661-662 mudanças em ácidos, açúcares e compostos aromáticos, 658659 mudanças na cor dos frutos, 657-659 regulação transcricional, 660661 Amaranthaceae, 389-390 Amborella, 585-586 Amendoim, 367-368 Amidas, 367-368 Amido acumulação e partição, 230-231 biossíntese no endosperma amiláceo, 648-649 conversão em açúcares durante o amadurecimento do fruto, 658-659 degradação à noite, 236-237 degradação estimulada por GA durante a germinação, 522524, 526-527 dinâmica amido-açúcar nos cloroplastos das células-guarda, 274, 275 estrutura e síntese, 232, 233235 hipótese amido-açúcar do movimento estomático, 273, 275 hipótese amido-estatólito do gravitropismo, 530-532 produzido a partir das trioses fosfato do ciclo de Calvin-Benson, 204-205, 208-209 regulação da síntese e degradação, 237-239 transitório, 230-231, 233, 236237 Amido sintase, 233, 234-235 Amieiros, 360-362 Amigdalina, 705 a-amilase na degradação do amido à noite, 236, 237 produção estimulada por GA durante a germinação, 522524, 526-527 P-amilase, 236, 237, 522-523 Amilases, na degradação do amido à noite, 236, 237 Amilopectina degradação, 236-237 estrutura e síntese, 232, 233235 Amiloplastos, 522-523, 530-532, 650-651 Amilose biossíntese, 233, 234 estrutura, 232, 233, 382 Aminoácidos assimilação do amônio e, 357360 biossiíntese, 359-360, 360-361 na seiva do floema, 291-292, 292-293, 294 na síntese de proteínas, 16 Aminotransferases, 358-359, 359-360 Ammophila, 561 Amônia na fixação do nitrogênio, 353, 354-356 pH do solo e, 133-134 Amonificação, 354 Amônio absorção pelas raízes, 136-137 absorção por ectomicorrizas, 139-140 adsorção às partículas do solo carregadas negativamente, 132-133 assimilação, 357-360 813 Índice deposição de nitrogênio atmosférico, 120-121 efeito da disponibilidade no crescimento das raízes, 137138 efeito na atividade da piruvato desidrogenase, 338 fixação, 354 gerado no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212214, 213, 215-217 na assimilação de nitratos, 353, 357, 357-358, 373-374 na fixação biológica de nitrogênio, 353 na solução de Hoagland modificada, 123-124 no ciclo biogeoquímico do nitrogênio, 354--356 pH do solo

e, 133-134 toxicidade, 355-356 Amoreira (Morus), 702 Amorpha canescens (planta-chumbo), 579 Amplitude, de ritmos circadianos, 596-597 Anabaena, 361-363 Anáfase (mitose), 37, 39, 38 Anáfase Te II (meiose), 55, 56 Análise de tecidos vegetais, 129130 Análise do solo, 129-130 Análise por microarranjo, 73-74 Análises cinéticas, de processos de transporte de membrana, 154-157 Anamosx (oxidação anaeróbica de amônio), 354 Ananas comosus (abacaxi), 612 Anatomia foliar, 6 Anatomia Kranz, 222, 223, 224 especialização para absorção da luz, 247-248 folhas de sol e folhas de sombra, 246 Andropogon A. gerardii, 579 A. scoparius, 579 Aneuploidia, 59-61 Angiospermas abertura dos estômatos, 116117 características dos elementos de tubo crivado, 287-288 células condutoras do xilema, 103-105 ciclo de vida, 4, 3-5, 686-687, 687-688 desenvolvimento do saco embrionário do tipo Polygonum, 630-632 estrutura da semente, 514-516 fecundação dupla, 4, 3-5, 638640 lenho de reação e lenho de tensão, 408 na evolução vegetal, 2-3 organização em camadas do meristema apical do caule, 502

814 Índice plântulas epígeas e hipógeas, 524, 526-527 respostas fotorreversíveis induzidas pelos fitocromos, 453 tipos de células epidérmicas, 561 visão geral, 1-3 Ângulo da folha, absorção da luz e, 249 Ângulo de contato, 84-85, 85-86 Ângulo do valor-alvo gravitrópico, 548-549 Anidrido, 207 Ânions níveis de concentração em tecidos da raiz da ervilha, 147148, 148-149 no citosol e no vacúolo, 148-149 potencial de difusão, 146 transportadores, 160-161 Anoxia, fermentação e, 322-323 Anteras, 627, 628 Anteraxantina, 196-197, 197-198, 252-254 Anterídio, 3-5 Antioxidantes, 741-742, 750-752 Antípodas, 482 Antiporte, 154-155 Antirrhinum, 555-556, 615-616, 620, 662 A. majus, 555-556, 620 Antocianinas níveis de manipulação em frutos, 662. no amadurecimento do fruto, 657-659 Anuais, 686-687, 732-733 APA2, 443, 444 Aparato filiforme, 631-632 Aparelho oosférico, 631, 631-632 Aphis nerii (atídeo de oficial-de-sala), 702-703 Ápice da raiz anatomia do, 6 fluxo polar de auxina, 486-487 formação durante a embriogênese, 481-482 Ápice do caule anatomia do, 6 definição, 501 embrião das angiospermas, 514-515, 515-516 fluxo polar da auxina, 486-487 mudanças de fases, 592-595 Apiose, 382-383 Apium graveolens (aipo), 42-43, 516-517 Apocarotenoides, 658-659 Apomíticos, 642-643 Apomixia, 642-643 Apoplasto acidificação em resposta ao fototropismo, 535-536 definição, 5, 8, 102-103, 164-165 movimento da água nas raízes, 102-103, 103 movimento de íons e solutos nas raízes, 164-165 rotas de descarregamento do floema, 305-307 Apoproteínas PHY, 454 Apoptose, 666-668 Aprisionamento de organelas, 33-35 APS-redutase, 368-369 APS-sulfotransferases, 368-369 Aquaporinas funções das, 160-162 movimento da água através de membranas celulares e, 95-97 movimento da água nas raízes, 102-103 regulação das, 161-162 Arabidopsis aquaporinas, 160-161 assimilação de sulfato em, 369370 carregamento do xilema, 165166 como um organismo-modelo, 478 complexo sinaptonêmico, 56 crescimento celular em mutantes deficientes em xiloglucano, 399-400 criptocromos, 463-466 desenvolvimento de raízes laterais, 547-548 desenvolvimento do endosperma, 644-646 desenvolvimento do fruto, 655, 657, 656 desenvolvimento do rudimento seminal em, 630, 631 desenvolvimento dos órgãos florais, 612-620 desenvolvimento dos pelos da raiz, 544-545, 545-547 diferenciação de nervuras foliares hierarquicamente

superiores, 3569-571 DNA mitocondrial, 334, 336 efeito de mutações na metilação nos transpósons, 53-54 elementos de tubo crivado, 287288 embriogênese, 480-496 epiderme foliar e células epidérmicas, 7, 39-40 estágios da polinização, 633634 estrutura da semente, 643-644 evolução da casca da semente, 650-651 ferritinas, 371-373 florescimento regulado em, 609-610, 611, 612 genes dos canais catiônicos, 158-159 genes relacionados à abscisão, 685-686 genoma nuclear, 13-14, 51-52 hipótese de crescimento em multirrede, 393-395 incapacidade de formar micorrizas, 138-139 influência de microtúbulos corticais na orientação das microfibrilas de celulose em raízes, 396 iniciação e desenvolvimento do traço foliar, 568-569 iniciação e desenvolvimento dos tricomas, 563-565 isoformas de fitocromos na evitação à sombra, 541 meristema apical da raiz, 496501, 501 meristema apical do caule, 500508 mitocôndrias, 327 movimentos dos cloroplastos regulados por fototropinas, 469-471 mudanças de fases reguladas por miRNAs, 594-595 mutante com autofagia, 671 mutante fass, 484-485 mutante pinl, 489-490, 490-491 mutante scarecrow, 532-533 mutante sem abscisão foliar, 684-685 mutante transparent testa, 516517 mutantes da proteína P, 289-291 mutantes de plântulas defeituosas, 485-486 mutantes deficientes em brassinosteroides, 419-420, 420421 mutantes max, 574, 576-576 mutantes npqg1, 276-277 pólen, 628-629 proteínas de transporte, 149-150 resposta da sinalização elétrica ao ataque de herbívoros, 712713 resposta imunológica desencadeada por MAMP, 717 respostas aos fitocromos A e B, 459-460 respostas de defesa induzidas reguladas pelos ritmos circadianos, 714, 715 sacarose invertase, 321-322 senescência foliar e fatores de transcrição WRKY, 679-680 senescência foliar, induzida pelo escuro, 675-676 senescência foliar, regulação da, 679-684 senescência foliar, rotas metabólicas com regulação ascendente ou descendente durante a, 676-677, 677-678 sensibilidade ao resfriamento, 348-349 sinalização do cálcio em resposta à herbivoria por insetos, 707-709 supressão das gemas axilares durante a senescência monocárpica, 688-690 transgênicos starch excess 1, 236 transição do dreno para a fonte nas folhas, 308-309 transportador SOS1 do tipo antiporte, 159-160 transportadores de fosfato, 160-161 transportadores de nitrato em mutantes, 157-158 transporte de proteínas no floema, 312-314 transporte pelos poros da placa crivada e pelos elementos de tubo crivado, 298 vernalização, 606-607 voláteis de folhas verdes e, 714

ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR (ARR), 432, 433-434 Arabidopsis transgênico starch excess 1 (sex1), 236 Arabidopse-do-tale, erva-estrelada. — Ver Arabidopsis Arabinanos, 388, 388-390 Arabinogalactano (tipo 1), 388, 388-389 Arabinose, 382-383, 382-383, 388-389 Arabinoxilano, 382, 389-390, 391 Arachnis, 367-368 Araucaria, 702 Arbúsculos, 138-139, 139 Archaeplastidae, 203 Área foliar, plasticidade em resposta ao estresse abiótico, 756-758 Áreas crivadas, 45 Areia fina, 131-132 Areia grossa, 131-132 ARES. Ver Fatores de resposta à auxina Argilas de silicato, 131-132, 132138 Arginina, 359-360, 360-361 Armole triangular, 251-253 Arnold, William, 177 Arnon, Daniel, 193-194 Arquegônio, 3-5 Arquitetura do sistema de raízes ampliação pelas redes micorrízicas, 583 condições afetando o crescimento na rizosfera, 133-135 definição, 579 diferenças entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas, 580, 580-581 diversidade nas espécies vegetais campestres, 579 estruturas comuns, 134-136 extensão da, 133-134, 134-135 modificação para otimizar a absorção de água e nutrientes, 579 mudanças em resposta às deficiências de fósforo, 580-582 ARR, 432, 433-434 Arroz (Oryza sativa) absorção de amônio pelas raízes, 136-137 acumulação de arsenito e, 160161 aerênquima, 341-343, 748-751 análise da razão entre isótopos de carbono, 265-266 aumento do teor de B-caroteno, 77-78

deposição de calose em resposta aos insetos sugadores de floema, 289-291 “doença da planta boba”, 417418, 715-717 efeitos da seca no, 732, 733 mutantes gidl, 523-524 paredes celulares do parênquima do caule, 382 “Arroz dourado”, 77-78 Arsênico envenenamento (em seres humanos), 160-161 impacto nas plantas, 736-737 solos contaminados com arsênico, 733-734 Arsenito, 160-161 Artemísia (Artemisia tridentata), 714 Árvore candelabro (Sequoia sempervirens), 478 Árvores ângulo do valor-alvo gravitrópico das ramificações, 548-549 carregamento passivo do floema, 304 declínio no crescimento e na senescência da planta inteira relacionado à idade, 688-690 desafios do transporte de água nas, 108-111 diferença de pressão requerida para mover a água ao longo da altura das, 107-108 eficiência no crescimento e na massa foliar total da árvore, 690 estrutura do dossel e a absorção da luz, 248 respostas ao estresse mecânico, 408 teoria de coesão-tensão de ascensão da seiva, 107-109 Asarum caudatum, 251-252 Asclepias curassavica (oficial-de-sala), 702-703 Ascomycetes, 137-138, 697-698 Ascorbato, 750-751, 751-752 Ascorbato peroxidase, 741-742, 750-751, 751-752 Asparagina na assimilação de amônio, 358359, 359-360, 373-374 na seiva do floema, 292-293, 294 rota biossintética, 359-360, 360-361 Asparagina sintetase (AS), 358359, 359-360, 373-374 Aspartato na assimilação de amônio, 358359, 359-360, 373-374 na fotossíntese C,, 221-222, 224 na seiva do floema, 292-293, 294 rota biossintética, 359-360, 360-361 Aspartato aminotransferase (Asp-AT), 222, 358-359, 359-360, 3738-374 ASPARTYL PROTEASE? (APA2), 4483, 444 Aspergillus nidulans, 452 Assimilação de nutrientes amônio, 357-360 biossíntese de aminoácidos, 359-360, 360-361 cátion, 370-373 consumo de energia pela, 353 definição, 353 energética da, 371-374 enxofre, 367-370 fixação biológica de nitrogênio, 359-368 (ver também Fixação biológica de nitrogênio) formação de compostos orgânicos complexos, 354 fosfato, 369-370 nitrato, 356-358 oxigênio, 371-373 Associação rizóbio-leguminosa, 695, 697, 696 Associações actinorrízicas, 360363, 695, 697, 696 Associações micorrízicas, 136140, 695, 697 Associações micorrízicas arbusculares absorção de nutrientes pelas raízes e, 136-139 idade evolutiva das, 695, 697 movimento de nutrientes entre fungos e raízes, 139-140 rota de sinalização, 695, 697698 Áster-do-urzal (Aster ericoides), 579 Aster ericoides (áster-do-

urzal), 579 Astragalus, 122-123 Ativadores, 64-65, 65, 67 Atividade do dreno, 311-312 ATP-sintase comparada em cloroplastos, mitocôndrias e bactérias purpúreas, 195-196 composição da subunidade, 194-195 Hº-ATPase e, 149-150 na fosforilação oxidativa, 318319 na fotossíntese, 186-187, 194195 nos cloroplastos, 25-26, 26-27, 181-182, 182-183, 194 síntese de ATP mitocondrial, 24-25, 194-195, 328-331, 331, 332-334 ATP-sulfurilase, 368-369, 369-370 ATPase, 194-195 Ver também ATP-sintase ATPases do tipo P, 161-163 Atricoblastos, 545-547 Atriplex, 222, 224 A. glabriuscula, 256-257 A. triangularis, 251-253 Aumento da biomassa, mediante engenharia genética da fotorrespiração, 218-221 Autoconstrução de polímeros da parede celular, 393 Autofagia degradação dos cloroplastos durante a senescência foliar, 675-676 na xilogênese, 543-544 rota da autofagia, 668-669-671 Autofagossomos, 22-23, 668-669, 670 Autofosforilação em fototropinas induzida pela luz azul, 469, 469-470 Autoincompatibilidade (SI), 640642, 642-643 Autoincompatibilidade esporofítica (SSI), 641-642, 642-643 Autoincompatibilidade gametofítica (GSI), 641-642, 642-643 Autólise, 667-668 Ver também Morte celular programada Autopolinização definição, 631-633 versus polinização cruzada, 639-642, 642-643 Autopoliploides, 56-60, 60-61 Autotetraploides, 57-58, 60-61 AUXIN BINDING PROTEIN1 (ABP1), 422-423, 436 Auxina abertura do gancho plumular da plântula e, 539 abscisão foliar e, 684-686 absorção e efluxo, 486-490 biossíntese, 420-423 como um morfógeno durante a embriogênese, 486-487 como um regulador negativo da senescência, 683-684 crescimento da lâmina foliar e, 558-560 crescimento secundário e, 585587 descoberta da, 417 desenvolvimento dos pelos da raiz e, 545-547 desenvolvimento foliar adaxial-abaxial e, 558-559 efeitos no crescimento do calo, 418-419 efluxo e influxo, 529-530 emergência de raízes laterais e, 547-549 estimulação do crescimento em caules e coleóptilos durante o estabelecimento das plântulas, 524, 526-529 estrutura, 415-416 expansão da parede celular e, 411-412, 528-529 fototropismo e, 469, 535-537 gravitropismo e, 528-530, 532533 hipótese do crescimento ácido, 528-529 inibição do crescimento da raiz durante o estabelecimento da plântula, 524, 526-527 interação com o etileno, 747 815 Índice métodos de determinação dos níveis de auxina nas plantas, 491-492 na diferenciação vascular, 542543 na dominância apical e na regulação hormonal do crescimento das

gemas axilares, 573-577 na formação e na manutenção do meristema apical da raiz, 499-501 na iniciação da folha, 507-508, 554-555 na iniciação do meristema axilar, 573-574 na iniciação e no desenvolvimento das nervuras foliares, 566-573 na resposta de evitação à sombra, 577-578 no desenvolvimento de folhas compostas, 560 no desenvolvimento do saco embrionário, 631-632 padronização do mersitema apical do caule e, 502-503, 505, 504, 505-506 regulação homeostática, 422423, 423 regulação por auxina-citocinina do desenvolvimento da parte aérea e da raiz, 500-501, 501 resposta de curvatura do coleóptilo, 407, 417 transporte (ver Transporte de auxina; Transporte polar de auxina) Auxinas sintéticas, 417, 422-423 AuxRE, 439-440, 500-501 Aveia (Avena sativa) crescimento do coleóptilo induzido pela auxina, 524, 526528 desenvolvimento dos plastídios, 27-28 gravitropismo, 528-529 nitrato e outros compostos nitrogenados na seiva do xilema, 357-358 respostas de fluência muito baixa, 458 Aveleira europeia (Corylus avellana), 516-517 Avena sativa. Ver Aveia Avicennia, 341-343 Azolla, 361-363, 395-396, 498-499 Azorhizobium, 360-361, 361-362 Azospirillum, 361-362 Azotobacter, 361-363 B Bacillus B. subtilis, 697-698 B. thuringiensis, 77-78 fixação de nitrogênio, 361-362 Bactérias efeitos do pH do solo nas, 132134

816 Índice na fixação biológica de nitrogênio, 360-362 sistema regulador de dois componentes, 431, 433-434 Bactérias aeróbicas, fixação de nitrogênio, 361-362, 362-363 Bactérias anaeróbicas, 361-362, 362-363 Bactérias facultativas, fixação de nitrogênio, 361-362, 362-363 Bactérias fotossintéticas anoxigênicas, 182-183, 185 bactérias fotossintéticas purpúreas, 183, 185, 187-188, 195196 Bactérias gram-negativas, 718 Bactérias não patogênicas, resistência sistêmica induzida e, 7123-725 Bactérias verde-sulfurosas, 183, 185 Bacterioclorofilas bacterioclorofila a, 174, 175-176 centro de reação, 187-188 estrutura e função, 174, 175-176 Bacteroides, 366 Bagas, 655, 657 Bainha, 554 Bainha amilífera, 532-533, 533534 Bainha do feixe descrição da, 285-286 fotossíntese C, e, 222, 223, 224 parênquima, 6 Bambu-madeira japonês (Phyllostachys bambusoides), 686-687 Bananas, 661-662. Banda pré-prófase, 37, 38, 39 Banksia, 132-133 Baptisia leucantha, 579 Barreiras mecânicas, aos patógenos e herbívoros, 698-700 Basidiomycetes, 137-138, 697-698 Basípeto, 529-530 Bassham, J. A., 203-204 Batata (Solanum tuberosum) análise da razão entre isótopos de carbono, 265-266 estabelecimento da polaridade adaxial-abaxial da folha, 555556 gene H1, 724-725 temperatura e respiração pós-colheita, 341-343 transporte de mRNA no floema, 313-314 Beal, W.]., 654-655 Begoniaceae, 561 Beijerinckia, 361-362 Benson, A., 203-204 Benzoxazinoides, 704 Beta B. maritima, 291 B. vulgaris, 134-135, 266-267, 291-292, 300 Beterrabas, 291, 515-516 Ver também Açúcar da beterraba Betula B. pendula, 684-685 B. verrucosa, 593 ectomicorrizas, 137-138 efeito do etileno na abscisão foliar, 684-685 necessidade de luz para a germinação da semente, 518-520 Bétula-prateada (Betula verrucosa), 593 Betulaceae, 137-138 Bétulas. Ver Betula Beyer, Peter, 77-78 Bicamadas fosfolipídicas, 9-11, 13 Bicarbonato, na fotossíntese C, 221,222 Bienertia, 223, 224-225 B. cycloptera, 223 1,3-bifosfoglicerato, 207, 319-321, 321-322 Bignonieae, 585-586 Biobalística, 75-77 Biocombustíveis, 379 Biologia de sistemas, 443 Biomassa celulósica, 379 Biosfera, nutrientes minerais na, 119-120 Biossíntese acoplamento de rotas da respiração à, 338-340 rota da pentose fosfato e, 326327 Bivalentes, 56 BKII, 436 Blackman, F. F. 245 Boca-de-leão, 555-556, 615-616, 620, 662 Bolhas de gás, desafios ao transporte de água no xilema, 109-111 Bombas definição, 152-153 tipos de, 152-154 Ver também Bombas

eletrogênicas; H'-ATPases; Bombas de prótons “Bombas de óleo de mostarda”, 704 Bombas de prótons ativação nas células-guarda pela luz azul, 271-273, 275 osmorregulação nas células-guarda e, 275 Ver também H'-ATPases Bombas eletrogênicas H'-ATPases vacuolares, 162164 potencial de membrana e, 148150 Borato, 165-166 Borboleta-monarca (Danaus plexippus), 702-703 Boro carregamento do xilema na raiz, 165-166 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 nas paredes celulares, 160-161 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e funções fisiológicas, 121-122, 125-128 Borszczowia aralocaspica, 223, 224-225 Botão-de-ouro, 381 Boussingault, Jean-Baptiste-Joseph Dieudonné, 122-123 Bouteloua curtipendula (“side oats gramma”), 579 BphPs, 452, 454, 454-455 BR-SIGNALING KINASE1 (BSK1), 436 Brachypodium distachyon, 14-15 Brácteas, 553 Bradyrhizobium, 360-361, 361-362 Brassica B. carinata, 58-59 B. juncea, 58-59, 490-491 B. napus, 58-59, 419-420 B. nigra, 58-59 B. oleracea, 58-59 B. rapa, 58-59, 656, 661-662 Brassicaceae alopoliploidia, 58-59 desenvolvimento do rudimento seminal em, 630, 631 incapacidade para formar micorrizas, 138-139 sistema de autoincompatibilidade, 641-642 superfície do estigma, 634 Brassicales, 702-704 Brassinolídeo, 419-420, 434, 436 Brassinosteroides biossintese, 426, 428-429 como reguladores positivos da senescência, 681-683 desenvolvimento dos pelos da raiz e, 546-547 em respostas aos estresses abióticos, 747 estrutura, 415-416 experimentos de transporte, 429, 431 formas ativas de, 419-420 funções dos, 419-421 na diferenciação vascular, 543544 no desevolvimento do saco embrionário, 631-632 regulação da dormência da semente, 518-520 regulação homeostática, 428429 rota de transdução de sinal, 434, 436-436 supressão da fotomorfogênese no escuro, 537-538 BRE. Ver Elemento de reconhecimento do TFIIB Brefeldina A, 491-492 BRII-ASSOCIATED RECEPTOR KINASEI (BAK1), 434, 435, 436 BRIH-KINASE INHIBITOR1 (BKIT), 436 Briggs, Winslow, 466-467 Briófitas, 1-2, 2-3, 453 Brócolis, 58-59 “Bronzeamento”, 127-128 Brucella abortus, 461-462 Briinning, Erwin, 599-600 Bryophyllum, 598-599, 612 B. calycinum, 225, 228-229 Buchloe dactyloides (grama-de-búfalo), 579 Bufas-de-lobo, 139-140 Bulbochaete, 17-18 Butiril-ACP, 346, 347 c Ca”*-ATPases, 159-162 Cactos, 94-95, 262 ô-cadineno, 701-702, 702 Cádmio, 736-737 Caenorhabditis elegans, 69-70

Calamagrostis epigeios, 686-687 Calase, 627 Calaza, 630, 631 Calcário (mineral), 129-131 Cálcio/íons cálcio absorção pela raiz na cevada, 136-137 assimilação, 370-371 canais de cátion vacuolar e, 159-160 carregadores, 159-161 como mensageiros secundários, 410-412, 413, 533-534 complexos de coordenação, 370, 370-371 complexos eletrostáticos, 370371 concentração nos tecidos da raiz de ervilha, 147-148, 148149 crescimento do ápice do tubo polínico e, 635-636, 637-638 efeitos do pH do solo no, 130131,133-134 géis de pectina e, 389-390 gesso, 132-133 mobilidade dentro da planta, 124-125 mudanças de pH dependentes do cálcio, 411-412, 413 na formação de aerênquima induzido, 748-750 na intolerância interna de íons sódio, 753 na percepção da gravidade, 533-534 na resposta hipersensível, 720 na ruptura do tubo polínico durante a fecundação, 639640 na sinalização da nodulação, 363-365, 695, 696, 697 na síntese da a-amilase induzida por GA, 523-524, 525 nas cascatas de transdução induzidas por eliciadores do patógeno, 718-719 nas respostas alelopáticas, 726 nas respostas de defesa induzidas contra a herbivoria por insetos, 707-709 nas rotas de sinalização de resposta ao estresse, 740-743 nas rotas de transdução de sinal, 159-160

níveis requeridos nos tecidos pelas plantas, 120-121 no citosol e no vacúolo, 148-149 no fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-756 oxidação da água na fotossíntesee, 189 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 127-128 polarização dos grãos de pólen e, 635-636 regulação da atividade da NADPH-oxidase, 413-415 regulação pela calmudolina de, 159-161 Calendula officinalis, 608-609 Caleosina, 23-24 Calluna vulgaris (urze-escocesa), 627, 687 Calmodulina (CaM) IQD1 e, 707-708 papel bioquímico do complexo calmodulina-Ca?, 127-128 proteínas sensoras de cálcio e, 411-412 regulação dos níveis do íon cálcio, 159-161 Calo, 419, 500-501 Calor dissipação do acúmulo de calor pelas folhas, 255-257 impacto quando combinado com outros estresses abióticos, 737-740 Ver também Temperatura alta Calor específico, 84-85 Calor latente de vaporização, 84-85, 90 Calose colarinho da parede, 5, 8 na resposta de hipersensibilidade, 720 no floema, 44, 46, 287-288, 288291 Calose de lesão, 289-291 Calose sintase, 289-291 Calothrix, 361-362 Calvin, M,, 203-204 CAM ocioso, 262 CaM. Ver Calmodulina CAM. Ver Metabolismo ácido das crassuláceas Camada de aleurona conexão funcional à epiderme foliar, 648-649 desenvolvimento, 648-649, 650-651 do endosperma celular, 645646 estrutura, 514-515, 522-528, 523 no desenvolvimento do endosperma amiláceo, 645-646 produção de a-amilase estimulada por GA durante a germinação, 522-524, 3526-527 Camada de células pigmentadas, 650-651 Camada de separação, 684-685 Camada L1 meristema apical do caule, 502503, 505, 554-555, 568-569 meristema floral, 625-627 Camada L2 meristema apical do caule, 502503, 505, 554-555 meristema floral, 625-627 Camada L3, meristema apical do caule, 502-503, 505, 554-555 Camada limítrofe, 110-111, 112113, 258-260 Camalexina, 721 Câmaras de pressão, 90 Câmbio câmbio fascicular, 9 câmbio interfascicular, 9 câmbio suberoso, 9-10, 583, 5585-586 Ver também. Câmbio vascular Câmbio bifacial, 584-585, 585-586 Câmbio vascular como um meristema intercalar, 495-496 crescimento secundário e, 9-10, 5583-585 efeito de fatores ambientais na atividade do, 587-588 em raízes e caules, 6 localização e função, 9, 9-10 manutenção das iniciais no, 508-509 organização do, 508 Camellia C. japonica, 44 C. sinensis, 44 Campainha (Campanula medium), 599 Campesterol, 426, 428 Campos de pontoação, 382 Cana-de-açúcar análise da razão entre

isótopos de carbono, 265-266 fixação de nitrogênio, 361-363 Cana-flor-de-lírio (Canna compacta), 654-655 Canais análises cinéticas, 154-157 canais de ânions, 160-161 canais de cátions, 158-160 difusão através de membranas, 150-152, 152-153 genes dos, 157-158 visão geral, 156 Ver também Canais iônicos; Proteínas de transporte em membranas; canais específicos Canais aniônicos, 160-161, 165166 Canais com portões de nucleotídeos cíclicos (CNGCs) descrição dos, 156, 158-160 permeáveis ao cálcio, 160-161, 411-412 Canais de ânions do tipo S, 472473 Canais de cálcio com portões de nucleotídeos cíclicos, 740-741 Canais de cátions TPC1/SV, 156, 159-160 Canais de efluxo de potássio com portões controlados por voltagem, 754-755 Canais de íons cálcio regulação e especificidade, 150-152 rotas de transdução de sinal e, 411-412, 413 sensores de estresse de ação precoce, 740-741 Canais de íons potássio canais de efluxo, 754-755 canais Shaker, 156, 158-159 efeitos da cicutoxina nos, 701702 estrutura dos, 151-152 gene dos, 157-158 relação com a voltagem da corrente, 152-153 tipos de, 151-152 Canais iônicos difusão através de membranas e, 150-152, 152-153 genes dos, 157-158 patch clamping, 150-151 Ver também Canais; canais iônicos específicos Canais mecanossensíveis, 408409, 409-410 Canais MscsS, 408-409, 409-410 Canais permeáveis a Ca?” regulados por nucleotídeos cíclicos, 160-161 Canais receptores de glutamato, 159-160 Canais regulados por ligantes, 158-160 Canais retificadores de entrada do potássio, 151-152, 152-153, 157-158 Canais retificadores de saída de K* do estelo (SKOR), 165-166 Canais retificadores de saída de potássio, 151-152, 152-153, 157-158 Canais Shaker, 156, 158-159 Canais SKOR, 165-166 Canais TPK/SV, 156, 158-160 Canal de infecção, 364-365, 366 Canal de KCOS3, 156, 158-160 Canalização, 568-569 Canalização da auxina iniciação do desenvolvimento do traço foliar, 566-569 na emergência dos primórdios Oliares, 554-555 regulação da formação de nervuras foliares hierarquicamente superiores, 5770-571 Canalização da luz, 248 Canalização de substratos, 323324, 326 Cannabis sativa (cânhamo, maconha), 122-123 Canola, 58-59, 419-420, 656, 661-662 Capacidade de troca catiônica (CTC), 132-133 Capilaridade, 85-86 = 817 Índice Capim-arroz (Echinochloa crus-galli var. oryzicola), 748-750 Capim-da-índia (Sorghastrum nutans), 579 Capim-de-junho (Koeleria cristata), 579 Capim-lanudo (Holcus lanatus), 733-734 Capim-porco-espinho (Stipa spartea), 579 Capsidiol, 721 “Captação na camada superior

do solo”, 580-581 Carboidratos conexões de carboidratos e lignina nas paredes celulares, 404-405 conversão de lipídeos de reserva em carboidratos nas sementes em germinação, 348-351 fontes de carboidratos na glicólise, 319, 321-322 mudanças nas fases de desenvolvimento e, 593-595 porcentagem da conversão de energia solar em, 247 Ver também Fotossintatos Carbonato de amônio, 356 Carbonatos, 133-134 Carbono biossíntese de ácidos graxos, 346, 347 circulação na fotorrespiração, 215-216 complexos de cátions ferro, 371-373 metabolismo do carbono vinculado ao metabolismo do nitrogênio, 359-360 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 razão entre isótopos de carbono, 263-267 Ver também Fotossintatos Carbono inorgânico — mecanismos de concentração ciclo do carbono C,, 219-225, 228-229 metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-231 visão geral, 219-221 2-carbóxi-3-cetoarabinitol-1,5-bifosfato, 207 2-carboxiarabinitol-1-fosfato, 208-209 Carboxilação do dióxido de carbono no ciclo de Calvin-Benson, 203-207, 204-205 razão entre isótopos de carbono, 265-266 Carboxilato, 370-371 Cardenolídeos, 701-703 Cardiolipina, 345 Cardo (Xanthium strumarium) assimilação de nitrato, 357, 357-358 estudos de enxertia no florescimento, 608-609

818 Índice fitocromo e florescimento, 602604, 604-605 período escuro e florescimento, 599 CArG-box, 618-620 Carga mutacional, 687-688 Cariofileno, 701-702 Carlactona, 576 “Caroços” (drupas), 657-658 “Caroços”, 657-658 P-caroteno arroz dourado, 77-78 como um antioxidante, 750-751 cor do, 175-176 espectro de absorção, 175-176 estrutura, 1/4 síntese de estrigolactonas a partir do, 428-429 zeaxantina e 3-hidroxiequinenona derivadas do, 280 Carotenoides ciclo da xantofila, 252-254 como agentes fotoprotetores, 195-197 como pigmentos acessórios, 175-176 estrutura e função, 174, 175-176 inativação de EROs, 741-742 na canalização da energia para os centros de reação, 184 no amadurecimento do fruto, 657-658 Carpelos desenvolvimento do fruto, 655, 656, 657-658 desenvolvimento do gametófito feminino no ovário, 630632 iniciação, 612-613, 614 Carregadores análises cinéticas, 154-157 carregadores de ânions, 160161 carregadores de cátions, 159161 cotransporte mediado por carregadores, 153-155 descrição dos, 151-152 Ver também Proteínas de transporte em membranas Carregadores de efluxo de auxina, 436, 488-493 Carregadores de efluxo de auxina PINFORMED (PIN) desenvolvimento adaxial-abaxial da folha e, 558-559 distribuição da auxina durante a embriogênese e, 502-503, 505 iniciação foliar mediada por auxina e, 508 localização polar, 490-493 na emergência de primórdios foliares, 554-555 na regulação cruzada secundária, 444 no desenvolvimento de folhas compostas, 560 no transporte polar de auxina, 488-490, 574, 576 PIN2, 545-547 PIN3, 532-533, 533-534, 535536 regulação do crescimento polar, 436 Ver também Proteína PIN1 Carregamento apoplástico do floema, 300-302, 304-306 Carregamento do floema definição, 293, 295-296 hormônios na regulação, 312313 nervuras e, 566 no modelo de fluxo de pressão do transporte no floema, 293, 295-296 rota apoplástica, 300-302, 304306 rotas simplásticas, 300-302, 302-306 visão geral, 300-302 Carregamento do xilema, 164-166 Carregamento passivo do floema, 304-306 Carriquinolida, 520 Carúncula, 515-516 Carvalho (Quercus robur), 593 Carvalho-americano (Quercus rubra), 686-687 Carvalho-castanheiro, 686-687 Carvalhos (Quercus) ectomicorrizas, 137-138 plasticidade foliar em resposta ao estresse abiótico, 756-757 pólen, 628-629 Casca, 9-10, 585-586 Casca da semente desenvolvimento, 650-651 dormência imposta pela casca, 3516-517

sementes de angiospermas, 514-515, 0515-516 Cascalho, 131-132 Cascata da MAP (proteína ativada por mitógeno) quinase, 410-411, 411-412 Cascatas de amplificação de sinal, 410-411, 411-412 Cascatas MAP3K/MAP2K/ MAPK, 743 Caspases, 666-667 Castanha-da-índia (Aesculus hippocastanum), 577-578 Castanheiro, 138 Castanospermum australe (feijão-preto), 654-655 Castasterona, 419-420 Castilleja chromosa (pincel-do-deserto), 599 Casuarina, 361-362 C. glauca, 695, 697 Catalase, 23-25, 212-213, 741-742, 750-751, 751-752 Catequina, 726 Catharanthus roseus, 41-43 Cátions assimilação, 370-373 equação de Nernst, 147-148 ligações não covalentes com compostos de carbono, 370371 níveis de concentração em tecidos da raíz da ervilha, 147148, 148-149 potencial de difusão, 146 Cauda poli-A, 63-64, 64-65, 67-68 Caule azul alto (“big blue stem”, Andropogon gerardii), 579 Caules anatomia nas eudicotiledôneas, 6 bainha amilífera e gravitropismo, 532-533, 533-534 crescimentos primário e secundário, 9 fototropismo, 535-537 função no corpo da planta, 3-5, 6 Caulinita, 131-132, 132-133 Cavalinha, 699 Cavidade de pontoação, 105-106 Cavitação, 86-87, 109-111 CCAAT box, 63-64, 64-65 CCCP, 271-273 cDNA. Ver DNA complementar Ceanothus, 361-362 Cebola (Allium cepa) células-guarda, 113-114 paredes de células de parênquima, 381 protoplastos das células-guarda, 272-273 semente endospérmica, 514515, 515-516 Celiferinas, 706-708 Celobiose, 382-383 Célula apical, 480-482, 481-482 Célula basal, 480-482, 481-482 Célula central, 625-627, 631-632, 639-640 Célula do endosperma primário, 625-627, 631-632 Célula do tubo, 627, 628 Célula fundamental da linhagem estomática (CFLE), 562 Célula generativa, 628 Célula lentiforme, 482 Célula-mãe de células-guarda (CMCG), 562-564 ula-mãe de megásporo, 630, 631, 631 ula vegetativa, 627-628, 635636, 639-640 Celularização, de endosperma cenocítico, 644-646, 646-647 Células origem do termo, 1 Ver também Células vegetais Células albuminosas, 44, 46 Células alveolares, 645-646 Células antípodas, 625-627, 631, 631-632 Células arquesporiais, 625-627, 631 Células buliformes, 561 Células capitadas, 39-40, 40-41 Células companheiras complexo elemento de tubo crivado-célula companheira no carregamento do floema, 300-306 no floema, 45, 44, 46, 285-286, 287-288 tipos e funções de, 289-291 transporte de proteínas no floema e, 313-314 Células companheiras ordinárias, 289-291 Células crivadas, 43-44, 45, 285286, 287-288, 300 Células de clorênquima, 224-225 Células de

transferência, 289-291 Células epidérmicas desenvolvimento dos estômatos, 562, 563-564 diferenciação das células-guarda, 562 iniciação e desenvolvimento dos tricomas, 563-565 tipos de, 561 Ver também Células fundamentais (pavement cells) Células espermáticas durante o crescimento do tubo polínico, 635-636 na fecundação dupla, 639-640 na microsporogênese, 627, 628 Células fundamentais (pavement cells) descrição de, 39-40, 561 expansão por interdigitação às paredes das células nas, 393395, 395-396 na anatomia foliar, 6 Células-guarda abertura estomática dependente da luz, 270-276 atividade osmótica da sacarose nas, 275-276 diferenciação, 562 diversidade morfológica, 113114 efeitos da fusicoccina nas, 715717 estrutura da parede, 113-115 fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-757 funções das, 269-270, 561 hipótese de amido-açúcares nos cloroplastos, 274, 275 isolamento citoplasmático das, 39-40 mediação, pela zeaxantina, da fotorrecepção da luz azul, 276279 modulação da osmorregulação pela luz azul, 273, 275 na anatomia foliar, 6 paredes celulares, 381 pressão de turgor e abertura das, 114-117 regulação do balanço osmótico pela luz azul, 273, 275 resposta imunológica desencadeada pelo MAMP, 717

reversão, pela luz verde, da abertura estomática estimulada pela luz azul, 278-280 Ver também Movimento estomático Células intermediárias, 289-291, 303-306 Células isodiamétricas, 393-395 Células-mãe de meristemoides (CMMS), 562-564 Células-mãe de pólen, 627, 628 Células paliçádicas, 248, 650-651, 651 Células papilares, 634 Células S, 702-703-704 u u ulas silicosas, 561 Células suberosas, 561 ulas subsidiárias, 113-114, 6-117 Células vegetais células de tecidos dérmicos, 39-40 células de tecidos fundamentais, 39-44 citoesqueleto, 28-36 componentes intracelulares, 10-11 de divisão independente, organelas semiautônomas, 24-29 estrutura e função das membranas, 9-11, 13 fases do ciclo celular e regulação, 35-39 organelas de divisão ou fusão independente, derivadas do sistema de endomembranas, 22-25 sistema de endomembranas, 11,13-23 visão geral, 3-5, 7,8 Celulase, 685-686 Celulose alomorfos, 384-385 celulose Ia, 384-385 celulose If, 384-385 estrutura, 382-383 ligação de pectinas, 388-389 macrofibrilas, 384-386, 400403 nas paredes celulares primárias, 391-393, 399-401 nas paredes celulares secundárias, 400-403 Ver também Microfibrilas de celulose Celulose sintase A (CESA), 385386, 395-396, 400-401 Celuloses sintase, 46-47, 47-48, 385-88, 395-396 Cenoura (Daucus carota), 516-517, 517-518 Centaurea maculosa (centáurea-manchada), 725-726 Centáurea-manchada (Centaurea maculosa), 725-726 Centeio (Secale cereale), 606 Centro quiescente, 134-136, 498-501 Centrômeros, 36-37, 37, 39, 5152,56 Centros de organização de microtúbulos (MTOCS), 29, 31 Centros Fe-S, 192-193, 193-194 Ceramida, 12 Cerling, Thure, 263-267 Cestrum nocturnum (jasmim-da-noite), 598-599 3-cetoacil-ACP-sintase, 346 Cetona, 705 Cevada (Hordeum vulgare) absorção de íons cálcio pelas raízes, 136-137 atividade da nitrato redutase, 356, 357 cloroplastos e gerontoplastos, 675 estrutura do grão, 523 florescimento induzido pela luz vermelho-distante, 602-605 necessidade de pós-maturação para germinação da semente, 518-520 nitrato e outros compostos nitrogenados na seiva do xilema, 357-358 produtividade de grãos em função da irrigação, 83-84 volume do espaço de ar das folhas, 111-112 CF,-CF,, 194-195 Ver também ATP-sintase Chailakhyan, Mikhail, 608 Chaperonas moleculares, 751-752 Chara, 33-34, 148-149 Chenopodiaceae, 138-139, 224225 Chenopodium, 609-610 C. album, 455, 457 Chlamydomonas, 33-34 Chlorella pyrenoidosa, 177 Chloroplastidae,

203 Choupo americano de folha dentada, 686-687 Choupos (Populus) micorrizas, 137-139 voláteis induzidos por hervívoros, 714 xilema, 46-47 Chromatium, 361-362 Cianeto, 148-150, 704-705 Cianeto de arbonila de m-clorofenilidrazona (CCCP), 271-273 Cianobactérias ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 216-219 endossimbiose e, 198-200, 203 estrutura do citocromo b,f, 189190 fixação biológica de nitrogênio, 355-356 fixação de nitrogênio e, 361363 heterocistos, 361-362 proteína carotenoide laranja, 280 Cianoidrina, 705 Cicas, 501 Ciclinas, 35-36, 36-37 ciclina A, 35-36, 36-37 ciclina B, 35-36, 36-37, 39 ciclina D, 35-36, 36-37 complexo ciclina B-CDK, 37, 39 Ciclinas do tipo M, 36-37 Ciclinas do tipo S, 36-37 Ciclinas G,/5, 36-37 Ciclo celular, fases e regulação, 35-39 Ciclo da xantofila, 252-254 Ciclo de Calvin-Benson ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono e, 212-213, 213, 215-216 fases de carboxilação e redução, 205-207 fotossíntese C, e, 221, 222, 224 metabolismo ácido das crassuláceas e, 229-230, 230-231 período de indução, 208-209 regeneração da ribulose-1,5-bifosfato, 207-208 regulação do, 208-211 visão geral das fases do, 203206 Ciclo de Hatch-Slack. Ver Fotossíntese C, Ciclo de Krebs. Ver Ciclo do ácido cítrico Ciclo de Yang, 423, 426 Ciclo do ácido cítrico acoplamento às rotas biossintéicas, 338-340 biossíntese de aminoácidos e, 359-360, 360-361 características únicas em planas, 328-329, 330-331 descoberta do, 3226-327 na respiração vegetal, 318 produção líquida de ATP, 333334, 334, 336 reações no, 328-329 regulação do, 338-339 visão geral, 318-319 Ciclo do ácido tricarboxílico. Ver Ciclo do ácido cítrico Ciclo do glioxilato, 349-350, 350-351 Ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono aumento da biomassa por engenharia genética, 218-221 ciclo de Calvin-Benson e, 212213, 215-216 ciclos do carbono, do nitrogênio e do oxigênio no, 215-216 conexão com o sistema fotossintético de transporte de elétrons, 216-217 em cianobactérias, 216-218, 218-219 interação com rotas metabólicas, 217-219 localização do, 214, 213, 215 origens ancestrais das enzimas no, 216-217 reações do, 212-213, 215-217 visão geral do, 210-213, 214 Ciclo-heximida, 523-524, 527-528 Ciclo Q, 191-193, 331 819 Índice Ciclos de vida, 2-5 das angiospermas, 625-627, 686-687, 687-688 Cicuta (cicuta), 701-702 Cicuta oriental (Tsuga canadensis), 518-520 Cicutoxina, 701-702 Cinesinas, 33-35 Cinetina, 415-416, 417-418 Cinetocoro, 35-36, 36-37, 39 Cinza-da-montanha (Eucalyptus regnans), 107-108 Circunutação, 533-534 Cisgenia, 77-78 Cisteína assimilação de

sulfato e, 353 rota biossintética, 359-360, 360-361 síntese de metionina a partir de, 369-370 síntese na assimilação de enxofre, 368-370 Cisteína protease, 710, 712 Cisteínas endopeptidase, “do tipo caspase”, 667-668 Cisternas, 15, 17, 19-22 Citocinese construção da parede celular primária, 391-393 na meiose, 56 na mitose, 38, 39 Citocininas biossíntese, 423, 425 como reguladores negativos da senescência, 681-683 crescimento secundário e, 586587 descoberta das, 417-418 desenvolvimento da raiz e, 500-501 efeitos e funções das, 417-418, 418-419 estrutura, 415-416 formas de, 423 interações com brassinosteroides, 747 manutenção do meristema apical do caule e, 505-507 na diferenciação vascular, 542543 na dominância apical, 688-690 na regulação cruzada das rotas de transdução de sinal, 443, 444 na regulação hormonal do crescimento de gemas axilares, 573-574, 576-577 na sinalização da nodulação, 695, 697, 696 nas respostas ao estresse abiótico, 744-747 no desenvolvimento de folhas compostas, 560 no desenvolvimento do saco embrionário, 631-632 regulação do desenvolvimento da parte aérea e da raiz por auxina-citocinina, 500-501, 501

820 Índice rota de transdução de sinal, 431-434 transporte de, 429, 431, 574, 576 Citocromo a, 331 Citocromo as, 331 Citocromo bsso, 188-189 Citocromo b;sy 331 Citocromo bsss, 331 Citocromo b,f estrutura, 189-190 localização no cloroplasto, 181182, 182-183 transferência de elétrons e prótons na fotossíntese, 186-187, 189-193 Citocromo c na síntese de ácido ascórbico, 332-333 transporte mitocondrial de elétrons, 331 Citocromo c oxidase, 331-333 Citocromo f, 191 Citocromo P450-monoxigenase (CYP), 425, 426, 428 Citoesqueleto definição, 28-29 estrutura e dinâmica dos microtúbulos e dos microfilamentos, 28-34 funções do, 28-29 proteínas motoras, movimento de organelas e corrente citoplasmática, 33-36 regulação do crescimento da parede celular e, 393-396 Citoplasma, 3-5 Citosol definição, 3-5 fitocromos, 454-455, 456 interações metabólicas com mitocôndrias, 338 síntese de sacarose, 238-241 suprimento de NADPH no, 326-327 Citrato sintase, 328, 328-329 Citrulina, 294, 367-368 Citrus, 493-494, 593, 698-699 adódios, 554 atrina, 21-22 imatérico, 340-341, 658-660 onagem com base em mapeamento, 73-74 Clorato, 157-158 Cloreto de potássio, 130-131 Cloreto de sódio, em solos salinos, 133-134 Cloro mobilidade dentro da planta, 124-125 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 127-128 4-cloro-AIA, 417 Clorofila a abundância de, 175-176 biossíntese, 200 espectro de absorção, 173, 175 estrutura molecular, 174 Cc o C E ligações coordenadas com íons magnésio, 370-371 na canalização de energia para os centros de reação, 183, 185, 184 Clorofila b abundância de, 175-176 estrutura molecular, 174 na canalização de energia para os centros de reação, 183, 185, 184 Clorofila c, 175-176 Clorofila d, 175-176 Clorofila descolorida, 187-188 Clorofila f, 175-176 Clorofilas, 181-182 absorção e emissão de luz, 173, 175-176 biossíntese e quebra, 27-28, 198-200, 200 catabolismo durante a senescência foliar, 675-677 complexo antena, 176-177, 181183, 185-186, 192-194 degradação durante o amadurecimento de frutos, 657-658 descoloração, 187-188 efeito peneira e, 248 estado-base e estado excitado, 187-188 estrutura molecular, 174 na canalização de energia para os centros de reação, 183, 185, 184 no complexo PSI, 192-193 no desestiolamento, 449-451 P700 e P680, 187-189 papel na fotossíntese, 171-172 quenching, 195-197 quenching não fotoquímico, 196-197, 197-198 redução de um aceptor de elétrons

pelas, 186-188 Clorofilase, 198-200 Clorofilídeo a, 200 Clorófitas, 453 Cloroplastos, 10-11 aminotransferases, 359-360 associação com o retículo endoplasmático, 18-19 biossíntese do ácido jasmônico, 708-710 catabolismo e remobilização de proteínas durante a senescência foliar, 675-677 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 214, 213, 215, 218219 conversão em cloroplastos durante o amadurecimento do fruto, 657-658 desenvolvimento, 26-29 difusão de dióxido de carbono para os, 258-260 estrutura e função, 24-26, 2627, 171-173, 180 fissão, 28-29 formação e mobilização do amido, 231-239 fotoassimilação, 371-374 fotossíntese C,, 219-225, 228229 lipideos de membrana, 344, 346, 345 montagem das proteínas dos cloroplastos, 198-200 montagem de enzimas em complexos supramoleculares mediada pela luz, 210-211, 211-212 nas células do mesofilo, 40-41, 41-42 nas células-guarda, 39-40 origens endossimbióticas, 198200 produtividade quântica da fotoquímica, 177-178 translocação comparada de prótons em cloroplastos, mitocôndrias e bactérias purpúreas, 195-196 Clorose deficiência de cloro, 127-128 deficiência de enxofre, 125-127 deficiência de ferro, 128-129 deficiência de manganês, 128129 eficiência de nitrogênio, 125127 deficiência de potássio, 127-128 definida, 125-127 Clostridium, 361-363 Clusia, 230-23 Cobalamina, 122-123 Cobalto, 122-123 Cobre/íons cobre aplicação foliar, 131-132 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 ligações coordenadas com ácido tartárico, 370 mobilidade dentro da planta, 124-125 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 128-129 Cochliobolus carbonum, 715-717 Codeína, 702-703 Código de histona, 67-68 Códon de terminação, 64-65 Coeficiente de difusão, 87-88 Coenzima A, 328 Coenzimas, 318-319, 339-340 Coesão, 84-86 Coesinas, 36-37, 55 Coevolução coevolução planta-inseto, 697698, 715 interações bióticas e, 693 Cofatores, 122-123, 318-319 Cofatores enzimáticos, 122-123, 318-319 Cogumelos, 139-140 Coifa, 6 células iniciais que originam a, 498-499 descrição da, 497-498 hipótese do amido-estatólito do gravitropismo, 530-532 o! Colapso dos vasos (xilema), 400401 Colarinho da parede, 5, 7, 8 Colchicina, 58-59 Colchicum autumnale, 58-59 Colênquima, 41-43, 381-381 Coleóptilos crescimento induzido pela auxina durante o crescimento da plântula, 524, 526-529 ototropismo, 407, 417, 535 unção dos, 515-516 gravitropismo, 3528-530 os estudos de Darwin da resposta à curvatura nos, 407, 417 Coleoriza, 515-516

Colesterol, 11, 13 Coleus (Coleus blumei), 17-18, 303 Colonização do tipo Arum, 138139, 139 Colonização tipo Paris, 138-139, 139 Columela, 530-531, 535, 650-651, 651 Combustíveis fósseis, formas de enxofre liberado, 368-369 Comensalismo, 693 Commelina communis (trapoeraba), 271-272 Compartimento pós-vacuolar, 22-23 Compartimento pré-vacuolar, 2021,22-23 Compensação da temperatura, 596-597 Complementação, 72-73 Complexo antena no PSI, 192-194 organização do, 181-183, 185186 transferência de energia na fotossíntese, 176-177, 183, 185, 184 Complexo Arp2/3, 30, 29, 31 Complexo carotenoide-proteína, 280 Complexo citocromo b,f, 191-193 Complexo citocromo be, 331 Complexo COP/DET/FUS, 461 Complexo COP1-SUPPRESSOR OF PHYA (COP1-SPA1), 461, 461-462, 465-466, 466, 472-473, 474 Complexo CSN, 461, 461-462 Complexo de Golgi associação com retículo endoplasmático, 18-19 estrutura, 19-20 formação da placa celular e, 391-393 no xilema em desenvolvimento, 46-47, 47-48 processamento de glicoproteínas e polissacarídeos, 19-21 síntese de homogalacturonano, 389-390 síntese e secreção dos polissacrídeos da matriz, 387-388 Complexo de iniciação da transcrição, 63-64

Complexo de silenciamento induzido pelo RNA (RISC), 70-72 Complexo do centro de reação canalização de energia pelos complexos antena para, 183, 185, 184 clorofilas P680 e P700, 187-189 de bactérias fotossintéticas anoxigênicas, 182-183, 185 estados basal e excitado da clorofila, 187-188 localização no cloroplasto, 181182, 182-183 proteínas integrais de membrana e, 181-182 redução de um aceptor de elétrons pela clorofila excitada, 186-188 transferência de energia na fotossíntese, 176-177 Ver também Fotossistema I; Fotossistema II Complexo do poro nuclear (CPN), 13-14 Complexo elemento de tubo crivado-célula companheira no carregamento do floema, 300-306 transporte de proteínas e, 313314 Complexo estomático, 113-114 Complexo GL1-GL3-TTG1, 564565 Complexo glicina descarboxilase (GDC), 212-213, 213, 215-217 Complexo I, 330-334, 331, 336, 338 Ver também NAD(P)H-desidrogenases Complexo II, 331-334, 336 Ver também Succinato desidrogenase Complexo III, 331-334, 336 Ver também Complexo citocromo bc, Complexo IV, 331-334, 336 Ver também Citocromo c oxidase Complexo nitrogenase, 366-368 Complexo PI(3), 670 Complexo piruvato desidrogenase, 338-339 Complexo promotor da anáfase, 37,39 Complexo receptor TIRI/AFB, 438, 439-441, 443 Complexo repressivo Polycomb 2 (PRC2), 646-649 Complexo sinalossomo COP9 (CSN), 461, 461-462 Complexo V, 331, 334, 336 Ver também F,5F,-ATP-sintase Complexos de celulose sintase, 385-388 Complexos de coordenação, 370371, 371-373 Complexos de distribuição endossômica requeridos para transporte (ESCRT), 22-23 Complexos de iniciação, 29, 31 Complexos de ubiquitina E3 ligases, 409-410 Complexos eletrostáticos, 370-371 Complexos pigmento-proteína, 183, 185-186 Complexos SCF (Skp1/Cullin/Fbox), 436-440, 440-441, 443 Complexos sinaptonêmicos, 55, 56 Complexos Skp1/Cullin/F-box (SCF), 436-437, 438, 439-440 Compostos contendo nitrogênio, transportadores de membrana para, 157-159 Compostos de carbono deficiências de nutrientes minerais que são uma parte de, 124-127 ligações não covalentes com cátions, 370-371 nutrientes que são uma parte de, 121-123 Compostos de reserva de energia deficiências de nutrientes minerais que são uma parte dos, 125-128 lipídeos, 343-344 nutrientes que são uma parte dos, 121-122, 122-123 Compostos fenólicos como metabólitos secundários, 699-700 como queladores de ferro, 371373 Compostos quaternários

de amônio, 748-750 Compostos secundários tóxicos armazenagem como conjugados de açúcares hidrossolúveis não tóxicos, 702-705 armazenagem em estruturas especializadas, 701-703 níveis em tecidos jovens versus tecidos mais velhos, 705 Comprimento crítico do dia, 598-599 Comprimento da noite, fotoperiodismo e, 599, 599-600 Comprimento de onda da luz, 172-173 Comunicação intercelular métodos de transmissão de sinais, 428-431 na embriogênese, 484-485 no desenvolvimento dependente da posição, 484-485 Concentração crítica, 129-130 Condições anaeróbicas, fixação biológica de nitrogênio e, 361363 Condutividade hidráulica de membranas celulares, 94-96 do solo, 100-102 Cones, 3-5 Conexão citoplasmática, 7, 5, 8 Configuração Rabl, 53-54 Congelamento impacto nas plantas, 734-735, 736-737 SS mecanismos para impedir a formação de cristais de gelo, 753-755 Coníferas absorção de amônio e nitrato pela raiz, 136-137 definição, 1-2 ductos de resina, 701-702, 702 ectomicorrizas, 139 megastróbilos e microstróbilos, 3-5 pares de pontoações, 103-105, 105-106 Conjugados de ácido linolênico-aminoácidos, 707-708 Conjugados de ácidos graxos-aminoácidos (amidas de ácidos graxos), 706-707, 707-708 Constante de Planck, 172-173 Constante dos gases, 90 Continuum solo-planta-atmosfera, 116-117 Cordões transvacuolares citoplasmáticos, 15, 17, 17-18 Cordões vacuolares, 10-11, 15, 17, 17-18 Corniso, 341-343 Corniso-florido, 686-687 Cornus florida, 341-343, 686-687 Coronatina, 718-719 Corpo, 502 Corpo multivesicular, 22-23 Corpo primário da planta, 5, 8 Corpos apoptóticos, 666-667 Corpos autofágicos, 668-669, 670 Corpos contendo rubisco, 675-676 Corpos de Golgi, 10-11, 19-21 Corpos de proteínas P, 288-289 Corpos lipídicos, 10-11 associação com o retículo endoplasmático, 18-19 estrutura e função, 22-24 mobilização de lipídeos durante a germinação, 522-523 na hidrólise mediada por lipases, 350-351 triacilgliceróis armazenados nos, 343-344, 346, 348-349 Corpos pró-lamelares, 27-28 Corpos proteicos, 22-23 Correção, de mutantes, 494-495 Correceptores de auxina, 439-440 Córtex células iniciais da raiz que originam, 498-500 de raízes, 43-44, 134-136 formação durante a embriogênese, 492-496, 496-497 localização e função, 9 movimento de íons através do, 164-165, 165-166 nos caules, 6 nos crescimentos primário e secundário, 9 Corticeira (Quercus suber), 585586 Corylus avellana (avelã europeia), 516-517 Cossupressão, 71-72

Cotilédones dormência do embrião e, 516517

formação durante a embriogênese, 480-483, 4181-482 mobilização de reservas armazenadas durante a germinação, 522-523 Cotransportadores nitrato-próton, 373-374 Couve-chinesa, 58-59 Couve-comum, 58-59 Couve-da-etiópia, 58-59 Couve-flor, 58-59 CP12-fosforribuloquinase-gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase, 210-211, 211-212 Crassulaceae, 225, 228-231 Crataegus (pilriteiro), 408 Craterostigma plantagineum, 652654 Cravo (Dianthus caryophyllus), 723-725 Creosoto (Larrea tridentata), 260, 686-687 Crescimento anisotrópico, 393395 Crescimento apical de tubos polínicos, 635-638 definição, 393 Crescimento celular efeitos do etileno na expansão celular lateral, 539-540 mecanismos do, 393-396 velocidade e extensão do, 396401 Crescimento difuso, 393-395, 395-396 Crescimento do tubo polínico dinâmica do crescimento apical, 635-638 entrada no saco embrionário e ruptura do, 633, 638-640 iniciação do, 634, 635-636 taxas de, 634 Crescimento e desenvolvimento vegetal arquitetura do sistema de raízes, 579-583 autofagia e, 671 câmbio vascular, 508-509 crescimento secundário, 583588 desafios dos hábitos sedentários, 478 desenvolvimento embrionário (ver Embriogênese) desenvolvimento foliar (ver Desenvolvimento foliar) diferenças entre plantas e animais, 477 meristema apical da raiz, 496501 meristema apical do caule, 500508 mudanças de fases, 592-595 principais estágios do desenvolvimento esporofítico, 479481

822 Índice questões-chave no, 477-478 ramificação e arquitetura da parte aérea, 572-579 tecidos meristemáticos e crescimento indeterminado, 495497 Ver também Desenvolvimento dos órgãos florais; Florescimento Crescimento e diferenciação da raiz citocinina e, 500-501 desenvolvimento de raízes laterais, 3544-545, 546-549 desenvolvimento dos pelos da raiz, 544-545, 545-547 durante a embriogênese, 482 emergência da radídula, 522523 inibição pela auxina durante o estabelecimento da plântula, 524, 526-527 meristema apical da raiz e, 496-498 visão geral, 544-545 Crescimento indeterminado, 495497, 612-613 Crescimento primário, 5, 8, 9, 584-585 Crescimento secundário, 9 câmbio vascular e câmbio suberoso (felogênio), 584-586 definição, 9-10, 583 estágios de desenvolvimento, 586-588 evolução do, 585-586 produção de xilema e floema secundários, 584-585, 585-586 regulação hormonal do, 585587 transição do crescimento primário, 584-585 visão geral, 583-584-585 Crioprotetores, 754-755 Criptocromos coatuação com fitocromo e fototropinas, 466-467 comprimentos da onda de luz absorvida pelos, 449 criptocromo 1 (CRY1), 463, 4165-467, 466 criptocromo 2 (CRY2), 465-467, 597, 605-606 criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida por CPOI1, 464-466 desestiolamento e, 449-451 efeitos diferentes de CRY1 e CRY?2 no desenvolvimento, 464-466 funções dos, 449, 461-462 mediação da fotomorfogênese, 537-538 mudança conformacional na forma ativada, 463-464 região C-terminal, 465-466, 466 regulação de proteinas de ligação ao DNA, 466 regulação do florescimento em algumas plantas de dias longos, 604-606, 612 sincronização do relógio circadiano, 596-597 visão geral, 463 Crisântemo (Chrysanthemum morifolium), 594-595, 598-599 Cristais de oxalato de cálcio, 699-700 Cristais de sílica, 699 Cristas, 24-25, 327 Cristas da lâmina, 558-559, 559560 Cromatina, 10-11 Cromóforos, 176-177, 448, 463464 Cromoplastos, 25-26, 27-28, 2829, 657-658 Cromossomos centrômeros, 51-52. clonagem com base em mapeamento, 73-74 cromatina, 51-52 (ver também Cromatina) descrição de, 13-15 eventos durante o ciclo celular, 35-37, 39 meiose, 53-56 organelares, 61-62 organização durante a interfase, 53-54 poliploidia, 56-62 (ver também Poliploidia) regiões organizadoras nucleares, 51-53 telômeros, 51-52, 687-688 Cromossomos 1n, 2-3 Cromossomos 2n, 2-3 Cromossomos homólogos, 53-56 Cucumis C. melo, 303, 660-661 C.

sativus, 122-123, 292-293, 567 Cucurbita maxima elementos de tubo crivado, 287288 proteínas P, 289-291 seiva do floema, 292-293 Cucurbita pepo floema, 292-293 modelo de aprisionamento de polímeros de carregamento do floema, 303 transição do dreno para a fonte nas folhas, 307-308 transporte de mRNA no floema, 313-314 Cucurbitáceas, seiva do floema, 292-293 Cultivo em solução, 122-123, 123-124 Cultura de células em suspensão de Zinnia elegans, 542-545 Culturas vegetais esterilidade masculina citoplasmática, 640-641 geneticamente modificadas, 76-78 pesquisa agrícola para melhorar a tolerância ao estresse abiótico, 759-760 reduzindo a evitação da sombra, 542, 542-543 relação da distribuição dos fotossintatos com a produtividade, 309-311 relação entre o total de luz recebido durante a estação de crescimento e a produtividade, 252-253 Ver também Agricultura Curso livre, 596-597 Curva de pressão-volume, 92-94, 94-95 Curvas de resposta à luz, 250-253 Curvas de vulnerabilidade, 109111 Cuscuta (Cuscuta), 726 Cutícula estrutura e função, 381-381 na anatomia foliar, 6 plasticidade fenotípica em resposta ao estresse abiótico, 757-758 Cynodon dactylon (grama-bermuda), 25-26 CYP707A2, 518 Cyperus, 41-42 D DAG. Ver Diacilglicerol Dália (Dahlia pinnata), 291-292 B-damascenona, 658-659 Danaus plexippus (borboleta-monarca), 702-703 Darwin, Charles, 407, 417, 535 Darwin, Francis, 407, 417, 535 Datisca, 361-362 D. glomerata, 695, 697 Daucus carota (cenoura), 516-517, 517-518 DCMU, 193-194, 271-272, 276 Dedaleira (Digitalis), 701-702 Dedo, 661-662 Defesas constitutivas barreiras mecânicas, 698-700 definição, 694 metabólitos secundários, 699705 Defesas vegetais alelopatia, 725-726 barreiras mecânicas, 698-700 contra nematódeos parasíticos, 1724-726 contra patógenos, 715-725 contra plantas parasíticas, 726727 genes R, 718-719 imunidade desencadeada por MAMBP, 717-718 melhora por rizobactérias promotoras do crescimento vegetal, 697-698 metabólitos secundários, 699705 (ver também Metabólitos secundários) respostas induzíveis aos insetos herbívoros, 705-715 rota do RNAi como resposta imunológica molecular às infecções virais, 71-72 visão geral, 694 Ver também Imunidade; Imunidade vegetal sistêmica defesas vegetais contra, 698-700 (ver também Defesas vegetais) Deficiência de boro, 125-128 Deficiência de cálcio, 127-128 Deficiência de cloro, 127-128 Deficiência de cobre, 128-129 Deficiência de enxofre, 124-127 Deficiência de ferro,

128-129, 371373, 736-737 Deficiência de fósforo, 125-127, 580-582 Deficiência de magnésio, 127-128, 736-737 Deficiência de manganês, 128-129 Deficiência de molibdênio, 128130, 356 Deficiência de níquel, 128-129 Deficiência de nitrogênio, 124-127 Deficiência de potássio, 127-128 Deficiência de silício, 125-127 Deficiência de zinco, 127-129 Deficiências de nutrientes minerais em nutrientes envoldidos nas reações redox, 128-130 em nutrientes importantes na armazenagem de energia ou integridade estrutural, 125128 em nutrientes que permanecem na forma iônica, 127-129 em nutrientes que são parte de compostos de carbono, 124127 impacto nas plantas, 736-737 resposta da ramificação às, 577-578 solo e análise de tecidos vegetais, 129-130 tratamento, 129-132 visão geral, 124-125 Déficit/estresse hídrico ajuste osmótico da planta, 748750 efeito na razão entre isótopos de carbono, 265-266 efeito no transporte de fotossintatos para as raízes, 311312 fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 472-473, 735-736, 754-757 impacto nas plantas, 732, 733, 734-736 plasticidade fenotípica foliar em resposta ao, 7356-758 senescência foliar induzida pelo ABA, 680-681 Ver também Seca Degradação de proteínas criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida pela COP1, 464-466

na fotomorfogênese induzida por fitocromos, 461-462 Ver também Rota de ubiquitina-proteassomo da degradação de proteínas Deidrinas (DHNS), 652-654, 752 Deinococcus radiodurans, 452, 454 Densidade de fluxo, 87-88 Densidade de fluxo fotônico (PED), 246-247 Densidade de fluxo fotônico fotossintético (PPFD), 247-248, 250-253 Deposição atmosférica de nitrogênio, 120-12 Derxia, 361-362 Desacopladores, 333-334 Desadenilação, 67-68 Descarboxilases, 222 Descarregamento do floema definição, 293, 295-296 hormônios na regulação do, 312-313 mecanismos no, 305-308 no modelo de fluxo de pressão do transporte no floema, 293, 295-296 descrição da, 13-15 Desenvolvimento abaxial da folha, 558-559 Desenvolvimento adaxial da folha, 555-557 Desenvolvimento de pelos da raiz do tipo 1, 545-546 Desenvolvimento de pelos da raiz d D d o tipo II, 545-546 esenvolvimento de pelos da raiz o tipo HI, 545-546 Desenvolvimento do endosperma embriogênese e, 645-647 expressão de genes impressos, 646-649 tipos de, 642-644 Desenvolvimento do saco embrionário do tipo Polygonum, 630-632 Desenvolvimento dos órgãos florais a expressão gênica regula a assimetria floral, 620-621 genes da classe D e formação do rudimento seminal, 619620 genes da identidade dos meristemas florais, 614-616 genes da identidade dos órgãos florais, 614, 616-620 iniciação dos órgãos florais nos verticilos, 612-613, 614 modelo ABC da identidade dos órgãos florais, 616-619 modelo quaternário, 618-620 transição para o crescimento reprodutivo no meristema apical do caule, 612-613, 614 Desenvolvimento foliar desenvolvimento dos padrões de venação, 565-573 diferenciação dos tipos de células epidérmicas, 561-565 estabelecimento da polaridade, 554-560 iniciação e desenvolvimento dos primórdios, 507-508, 554555 visão geral da morfologia foliar, 553-554 Desenvolvimento reprodutivo, 479, 480-481 Ver também Desenvolvimento dos órgãos florais; Florescimento Desenvolvimento vegetativo câmbio vascular, 508-509 definição e descrição, 479-481 embriogênese, 480-496 meristema apical da raiz, 496501 meristema apical do caule, 500508 tecidos meristemáticos e crescimento indeterminado, 495497 Ver também. Crescimento e desenvolvimento vegetal Desestiolamento, 449-451, 537 Desfosforilação, regulação da atividade da nitrato redutase, 357 Desidroabietinal, 721-722 Desidroascorbato redutase, 750751,

751-752 Deslizamento, 398-399 Desmotúbulos, 7, 5, 8, 164-165 Desnitrificação, 354 Desóxi açúcares, 382-383 Dessaturases de ácidos graxos ômega 3, 753 Desvio da hexose monofosfato. Ver Rota oxidativa das pentoses fosfato Determinantes do locus S, 640641 Di-hidroxiacetona fosfato alocação entre a síntese de amido e sacarose e, 310-311 ciclo de Calvin-Benson, 208 estrutura de, 319, 321 na formação citosólica de frutose-1,6-bifosfato, 238-239 na glicólise, 320 Di-hidrozeatina (DHZ), 423, 425 Dia-heliotropismo, 249, 757-758 Dia subjetivo, 596-597 Diacilglicerol (DAG) estrutura, 343-344 formação de, 413-415 na síntese de glicerolipídeos, 346, 347 síntese, 348-349 Diacinese, 55, 56 Dianthus caryophyllus (craveiro), 723-725 Diatomáceas, 2724-225 DIBOA, 704 Dicamba, 417 Diclorofenildimetilureia (DCMU), 193-194, 271-272, 276 Dicogamia, 639-640, 640-641 Dicotiledôneas. Ver Eudicotiledôneas Dictiossomos. Ver Corpos de Golgi Dieffenbachia, 699 Dietas animais, análise da razão entre isótopos de carbono, 265267 Diferença na concentração de vapor de água, 111-113 Diferenciação, durante a embriogênese, 480-481 Difosfatidilglicerol, 345, 346 Difosfato de adenosina (ADP) efeito na atividade da piruvato desidrogenase, 338 na fotossíntese C,, 222, 224 Razão ADP:O, 332-333 regulação alostérica na respiração mitocondrial, 338-339 ransporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334, 335 Difosfato de uridina (UDP), 320, 321-322 Difosfato de uridina glicose (UDP-glicose), 239, 239-240, 320, 321-322, 387-388 Difusão aquaporinas e o movimento da água através de membranas, 95-97 canais e, 150-152, 152-153 como transporte passivo, 144 (ver também Transporte passivo) de dióxido de carbono para o cloroplasto, 258-260 de nutrientes minerais no solo, 136-137 de sacarose através de uma membrana plasmática, 144145 definição, 86-87 eficácia por distâncias curtas, 87-88, 88-89 facilitada, 151-152 Difusão da luz na interface, 248 Difusão da luz, nas folhas, 248 Difusão facilitada, 151-152 Digalactosildiacilglicerol, 345, 346, 347 Digitalis (dedaleira), 701-702 Digitoxina, 701-702 DlI-vênus, repórter de auxina, 486-487, 490-491 DIMBOA, 704 Dimetilalil-difosfato (DMAPP), 423, 425 Dinamina, 39 Dineínas, 33-34 2,4-dinitrofenol, 333-334 Dionaea muscipula (dioneia), 408, 429, 431 Dióxido de carbono absorção (ver Absorção de dióxido de carbono) biossíntese de ácidos graxos, 346, 347 carboxilação no ciclo de Calvin-Benson, 203-207, 204-205 difusão para o cloroplasto, 258260 823 Índice efeito estufa e, 262 efeitos na assimilação de

nitrato nas folhas, 373-374 efeitos na fotossíntese na folha intacta, 258-264 efeitos na respiração, 341-344 especificidade da rubisco para, 215-217 fixação (ver Reações de fixação do carbono) gerado no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212214, 213, 215 limitações impostas à fotossíntese, 260-262 mecanismos concentradores de carbono, 219-221 (ver também Carbono inorgânico — mecanismos de concentração) na regulação da rubisco, 208209, 209-210 pH do solo e, 133-134 ponto de compensação do CO,, 260, 261 pressão parcial nos espaços intercelulares de ar de folhas, 260, 261, 265-266 quociente respiratório, 340-343 Ver também Dióxido de carbono atmosférico Dióxido de carbono ativador, 208-209 Dióxido de carbono atmosférico efeitos na assimilação de nitrato em folhas, 373-374 efeitos na respiração, 341-344 efeitos projetados dos níveis elevados de CO, na fotossíntese e respiração, 262-264 fixação na fotossíntese (ver Reações de fixação de carbono; Reações de carboxilação da fotossíntese) isótopos estáveis de carbono, 263-264 níveis crescentes da concentração de CO», 258-259, 259-260 Dióxido de carbono substrato, 208-209 Dióxido de enxofre, 368-369 Diploides definição, 2-3 nos ciclos de vida das plantas, 2-5,4 Diplóteno, 55, 56 Disposição alternada das folhas, 507 Disposição decussada das folhas, 507 Disposição em espiral das folhas, 507 Ditiotreitol (DTT), 277 Dittmer, H. J., 133-134 Diuron, 193-194 Divisão celular nos meristemas, 5, 8 periclinais e anticlinais, 482, 483 Ver também Meiose; Mitose Divisão de entrada, 562

824 Índice Divisões amplificadoras, 562 Divisões celulares anticlinais, 482, 483, 584-585, 585-586 Divisões celulares periclinais, 482, 483, 584-585, 585-586 Divisões de espaçamento, 562 DMAPP 423, 425 DNA complementar (CDNA), 7374, 157-158 DNA de transferência (T-DNA), 75-76 DNA-glicosilase, 647-648 DNA mitocondrial (mtDNA), 334, 336 DNA repetitivo, 51-52, 68-70 Doadores de elétrons, na fotossíntese, 172-173 “Doença da planta boba”, 417418, 715-717 Dolicol difosfato, 19-20 Dominância apical efeito da disponibilidade da sacarose na, 576-577, 577-578 regulação da rede hormonal, 574, 576-577 supressão de gemas axilares, 573-577, 688-690 Domínio CHASE, 432, 433-434 Domínio com motivos de lisina (LysM), 695, 697, 717 Domínio CYCLASE HISTIDINE KINASE ASSOCIATED SENSORY EXTRACELLULAR (CHASE), 432, 433-434 Domínio GAF, 454, 454-455 Domínio LOV2, 449-451, 452, 469 Domínio PAS, 454, 455 Domínio PHY, 454, 454-455 Domínio relacionado ao PAS (PRD), 454, 454-455 Domínio relacionado com a histidina quinase (HKRD), 454, 454-455 Domínio START, 436 Domínio STEROIDOGENIC ACUTE REGULATORY PROTEIN-RELATED LIPID TRANSFER (START), 436 Domínios citoplasmáticos nucleares, 644-645, 645-646 Domínios com repetição WD40, 564-565 Domínios, de genes, 74-75 Domínios LIGHT-OXYGEN-VOLTAGE (LOV), 467-469, 469-470 Domínios LOV, 467-469, 469-470 Domínios PAS-GAF-PHY, 454, 454-455 Dormência de gemas axilares em plantas lenhosas, 577-579 no embrião, 480-481 Dormência da semente causas de dormência do embrião, 516-517, 517-518 definição, 513, 515-516 funções da, 515-517 imposta pela casca, 516-517, 654-655, 657 liberação da, 518-520 necessidades para germinação, 516-517 razão ABA:GA como o determinante primário, 517-520 tipos de, 516-517 Dormência do embrião, 516-517, 517-518 Dormência imposta pela casca, 516-517, 654-655, 657 Dossel, absorção da luz e, 248-249 Dreno de auxina, 568-569 Drenos competição por fotossintatos, 310-312 definição, 291 demanda do dreno e a regulação da fotossíntese, 311-312 importação de açúcares pelos, 305-308 intensidade, tamanho e atividade do dreno, 311-312 modelo de fluxo de pressão da translocação no floema, 293, 295-296 pressão de turgor e hormônios na regulação das relações fonte-dreno, 312-313 translocação no floema da fonte para o dreno, 291-292 Drósera (Drosera anglica), 408 Drosera anglica (drósera), 408

Drosha, endonuclease, 68-69 Drosophila, 158-159, 594-595, 751-752 Drupas, 655, 657-658 DTPA, 124, 124-125 DTT, 277 Ductos resiníferos, 701-702, 702 Ductos resiníferos adventícios, 701-702 Ductos resiníferos traumáticos, 701-702 Dumb cane, 699 Duplicação somática, 58-59 Duração, 687-690 Durrina, 704, 705 E EARLY FLOWERING 3 (ELF3), 466-467 Echevéria (Echeveria harmsii), 599 Echinacea pallida (equinácea roxo-pálido), 579 Echinacea pallida, 579 Echinochloa crus-galli var. oryzicola (capim-arroz), 748-750 Ectomicorrizas, 137-140 EDTA, 124, 292-293 Efeito de melhora, 178-179 Efeito estufa, 262. Efeito “ilha verde”, 681-683 Efeito Pasteur, 322-324, 326 Efeito peneira, 248 Efeitos alostéricos, 237-239 Efeitos do progenitor de origem, 646-649 Efetores ativação de receptores NBS-LRR pelos, 718-719 genes R e, 718-719 indução das rotas de transdução de sinal e, 718-719 produzidos por patógenos, 715-717 secretados por nematódeos parasitas de plantas, 724-725 Efetores do tipo ativadores da transcrição (TAL), 717 Eficiência, de fermentação, 322323 Eficiência do crescimento, de árvores, 690 Eficiência energética, da fotossíntese, 177-178 Eficiência fotossintética, sensibilidade à temperatura da, 257-258, 258-259 Eficiência na estocagem de energia solar, 177-178 Eficiência no uso da água, 116-117 EGTA, 533-534 Ehleringer, Jim, 261 Eixo apical-basal estabelecimento durante a embriogênese, 481-483 identificação de genes envolvidos no estabelecimento, 485487 transporte polar de auxina e, 486-493 Eixo primário da planta, 3-5 Eixo radial, na embriogênese, 481-482, 492-496 Elefantes africanos, 266-267 Elemento de reconhecimento do TFIIB (BRE), 63-64, 64-65 Elemento de resposta à auxina (AuxRE), 439-440, 500-501 Elemento de resposta ao ácido giberélico (GARE), 523-524, 525 Elemento distante a montante (FUE), 63-64, 64-67 Elemento iniciador (INR), 63-64, 64-65 Elemento promotor a jusante (DPE), 63-64, 64-65 ementos cis, 67-68 ementos de resposta ao ABA, 436, 436-437 Elementos de tubo crivado definição, 285-286 descrição, 43-44, 45, 46, 287288 unidos em tubos crivados, 287 Elementos de tubo crivado, 285286 células companheiras e, 289291. complexo elemento de tubo crivado-célula companheira no carregamento do floema, 300-306 especialização para translocação, 287-288 experimentos sobre translocação de açúcares nos, 285-286 floema de coleta, floema de transporte e floema de entrega, 291 modelo de fluxo de pressão de transporte no floema, 293, 295-296 no descarregamento do floema,

305-307 poros da placa crivada no transporte do floema, 298 poros das áreas crivadas, 287289 unidos em tubos crivados, 287 vedação dos elementos danificados, 288-291 Elementos de vaso descrição dos, 44, 46, 46-47 estrutura e função, 105-106 grupos de plantas onde se encontram, 103-105 Elementos do promotor-central, 62-65, 63-65, 67 Elementos essenciais descrição dos, 120-123 imitados por metais pesados, 736-737 Ver também Nutrientes minerais Elementos traqueais, 46-47, 542545 Eletronegatividade, da água, 8384, 84-85 Eliciadores derivados de insetos, 706-708 indução de rotas de transdução de sinal e, 718-719 Embebição, 522-523 Embolia, 105-106, 109-110 Embrião de angiospermas, 514-516 desenvolvimento, 479 (ver também Embriogênese) desenvolvimento vegetativo, 479-481 estado vítreo, 652-654 nos ciclos de vida das plantas, 2-5,4 Embrião octante globular, 480482, 481-482 Embriófitas, 2-3 Embriogênese auxina como um morfógeno, 486-487 câmbio vascular, 508-509 definição e descrição, 479 desenvolvimento do endosperma e, 645-647 em Arabidopsis, 480-496 identificação de genes essenciais para a organização do embrião, 485-487 mecanismos dependentes da posição na, 483-485 meristema apical da raiz, 496501 meristema apical do caule, 500508 padronização apical-basal, 481-493 padronização radial, 492-496 processos de desenvolvimento e, 480-481

transporte polar de auxina na, 4186-493 (ver também Transporte polar de auxina) visão geral dos meristemas e crescimento indeterminado, 495-497 Emerson, Robert, 177- 179 encurtamento dos telômeros, 687-688 Endocarpo, 656 Endocitose, 21-23 Endoderme células iniciais da raiz originando a, 498-500 formação da, 134-136, 492-496, 496-497 função da, 43-44 movimento da água nas raízes e, 102-103 nos crescimentos primário e secundário, 9 prevenção da entrada de bolhas de gás no xilema, 109-110 (1 > 4)-B-D-endoglucanases, 387-388 Endopeptidases de cisteína "do tipo caspase", 667-668 Endopoliploidia, 56 Endorreduplicação, 36-37, 564565 Endosperma composição da parede celular primária, 391-393 estrutura, 514-515 formação do (ver Desenvolvimento do endosperma) funções do, 643-645 genes expressos maternalmente, 646-647 mobilização de reservas armazenadas durantes a germinação, 9522-524, 526-527 nas sementes endospérmicas, 515-516 regulação do desenvolvimento da casca da semente, 650-651 triploide, 4, 3-5 Endosperma amiláceo biossíntese de amido no, 648649 desenvolvimento, 645-646, 646-647, 648-649 desenvolvimento da camada de aleurona, 648-649, 650-651 mobilização do, 522-524, 526527 Endosperma calazal, 643-646, 644-645 Endosperma cenocítico; celularização, 644-646, 646-647 Endosperma do tipo nuclear, 642-646 Endosperma micropilar, 643-644, 644-645, 645-646 Endosperma periférico, 643-644, 644-645, 645-646 Endosperma triploide, 4, 3-5 Endossimbiose, 61-62, 198-200, 203 Endossomo inicial, 22-23 Endossomos, 20-21, 21-23 Endotélio, 650-651, 651 Enediol, 207 Energia livre da água, 88-89 mudança na fixação biológica de nitrogênio, 367-368 Energia livre de Gibbs, 318 Energia/radiação solar ativação de fotorrespostas por fotorreceptores e, 449-452 conversão percentual em carboidratos, 247 fluência, 449-451 fotorreceptores, 447-448 irradiância, 449-452 Ver também Luz Engelmann, T. W., 176-177, 177 Enolase, 320 Enolpiruvalchiquimato-3-fosfato-sintase (EPSPS), 77-78 Entrenós, 3-5, 6 Entropia, 86-88 Envelhecimento, em animais comparado à senescência da planta inteira, 687-688 Envoltório (cloroplastos), 180 Envoltório nuclear, 10-11 associação com o retículo endoplasmático, 13-14, 18-19 durante a mitose, 37, 38, 39 Enxofre assimilação, 367-370 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 formas liberadas pelos combustíveis

fósseis, 368-369 importância nos organismos vivos, 367-369 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-123, 125-127 Enzima (E1) ativadora da ubiquitina, 72-73, 436-437, 438 Enzima (E1) ativadora da ubiquitina, 72-73, 436-437, 438 Enzima (E2) de conjugação da ubiquitina, 72-73, 436-437, 438, 581-582 Enzima (E2) de conjugação da ubiquitina, 72-73, 436-437, 438, 581-582 Enzima D, 233, 235, 236, 237 Enzima D27, 576 Enzima dismutadora (enzima D), 233, 235, 236, 237 Enzima HY1, 602-604 Enzima IREI, 740-741 Enzima málica, 328, 328-329, 330-331 Enzima NAD-málica (NAD-ME), 222, 224, 230-231 Enzima NADP-málica (NADP-ME) metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-231, 229-230 na fotossíntese C,, 221, 222, 224-225 Enzima NCED, 423, 426, 427, 517-518 Enzima Se5, 602-604 Enzimas construção de polímeros das paredes celulares mediada por enzimas, 393 efetores produzidos por patógenos, 715-717 Enzimas antioxidativas, 741-742, 750-751 Enzimas CCD7 e CCDS, 576 Enzimas de ramificação do amido, 233, 234, 235 Enzimas degradadoras de paredes celulares, no amadurecimento do fruto, 658-659 Enzimas desramificadoras, 236 Enzimas dessaturases, 753 Ephedra, 1-2 Epicótilo, 539 Epiderme células iniciais da raiz que originam a, 498-499 concentração de luz, 247 conexão funcional entre a epiderme foliar e a camada de aleurona do endosperma, 648-649 de folhas, 6, 39-40 expansão por interdigitação das paredes celulares das células epidérmicas fundamentais da folha, 393-395, 395-396 formação durante a embriogênese, 492-494, 494-495 localização e função, 9 nas raízes, 6 nos caules, 6 nos crescimentos primário e secundário, 9 paredes celulares, 381 pelos das raízes e, 39-40 Epigenômica, 74-75 Epilachna varivestis (joaninha-mexicana-do-feijão), 724-725 Epinastia, 418-419 EPSPS, 77-78 Equação de Goldman, 148-149 Equação de Nernst, 147-149 Equação de Poiseuille, 106-107 Equação de Stephan Boltzman, 255-256 Equilíbrio, distinto de estado estacionário, 147-148 Equisetaceae, 125-127 Equisetum, 545-546 E. hyemale, 699 Erica carnea, 686-687 Eritrose-4-fosfato, 208, 325, 326327 EROs. Ver Espécies reativas de oxigênio Eruca (mostarda), 537 Erva-de-gelo, planta-de-gelo (Mesembryanthemum crystallinum), 230-231, 277 Erva-ovelha, 686-687 825 Índice Erva-rinchão (Sisymbrium officinale), 520 Ervilha (Pisum sativum) amida na seiva do xilema, 367368 concentrações de íons nos

tecidos da raiz, 147-148, 148-149 efeito do potencial hídrico do dreno na exportação de fotossintatos, 311-312 elementos de tubo crivado e células de transferência, 291 estrutura do cloroplasto, 180 fenótipo green cotyledon, 675676 flor e fruto, 655, 657 giberelina e, 417-418 nitrato e outros compostos nitrogenados na seiva do xilema, 357-358 resposta tríplice de plântulas estioladas, 418-419 rizóbios simbiontes, 362-363 Ervilha anã, 417-418 Ervilha-do-sul (Vigna), 367-368 “Escadas” de oligonucleotídeos 666-667 Escamas das gemas, 553 Escape da fotorreversibilidade, 455, 457 Esclereídes, 42-43, 43-44 Esclerênquima, 42-43, 43-44 Escotomorfogênese, 460-461, 461, 537-538 Escutelo, 515-516, 522-523, 523 Esferossomos, 343-344, 346 Ver também Corpos lipídicos Esfingolipídeos, 344, 346, 413415, 485-486 Espaço extracelular, 164-165 Ver também Apoplasto Espaço intermembrana, 327 Espécies alpinas, limite de temperatura baixa, 753-755 Espécies ativas de oxigênio proteção do PSI das, 197-198 Ver também Espécies reativas de oxigênio Espécies bissexuais, estratégias para a polinização cruzada, 639-641 Espécies dioicas, 3-5 Espécies monoicas, 3-5, 639-641 Espécies reativas de oxigênio (EROs) antioxidantes e rotas de inativação de EROs, 750-752 ciclo básico, 741-742 como mensageiros secundários, 413-415 formas de, 733-734, 7472-743 geração em resposta aos estresses abióticos, 733-738 mediação de aclimatação sistêmica adquirida, 743-744, 744745 na resposta hipersensível, 720 na ruptura do tubo polínico durante a fecundação, 639640

826 Índice na sensação de lesão, 743-744 NADPH e, 326-327 nas respostas alelopáticas, 726 nas rotas de sinalização em resposta ao estresse, 740-743 oxidase alternativa e, 336-337 proteção de tiorredoxina contra dano causado pelas, 210-211 proteção do PSI das, 197-198 química das, 733-734 regulação da senescência foliar, 679-681 superacumulação de íons meálicos e, 160-161 Espécies subárticas, 753-755 Espécies vegetais campestres, sistemas de raízes, 579 Espectro eletromagnético, 172173, 175 abordagem dos fatores limitanes no estudo da, 245-246 análise de "suprimento" e "demanda", 246 como uma reação química redox, 177-179 durante a respiração, 340-341 efeito de queda no vermelho e de melhora, 178-179 estrutura e função dos pigmentos fotossintéticos, 174, 175176 evolução da, 198-200 experimentos-chave na compreensão, 175-179, 180 fotoinibição, 254-256 fotossistemas I e Il e esquema Z, 178-179, 180 impacto de fatores ambientais na, 245-246 mecanismos de transporte de elétrons, 185-194 organização do aparato fotossintético, 180-183, 185 produção de oxigênio (ver Produção de oxigênio na fotossíntese) produtividade quântica, 177-178 propriedades das partículas e das ondas da luz, 172-173 reação química geral, 171-172, 176-178 regulação pela demanda do dreno, 311-312 reparo e regulação da maquinaria fotossintética, 194-198 significado do termo, 171-172 temperatura ótima, 256-257 transpiração e, 83-84, 112114 visão geral, 171-173 Espectrofotômetros, 173, 175 Espectrógrafos, 176-177 Espectros de absorção clorofila a, 173, 175, 175-176 comparados aos espectros de ação, 176-177 definição, 173, 175 fitocromo, 451-452 pigmentos fotossintéticos, 175176 zeaxantina, 277 Espectros de ação comparados com espectros de absorção, 176-177 da fotossíntese, 176-177, 177 de fotorreceptores, 449-451, 451-452 para a abertura estomática dependente da luz, 271-272 para inversão pela luz verde da abertura estomática estimulada pela luz azul, 279-280 Espermatófitas, 1-5, 4 Espermatozoide produção de, 625-627 no ciclo de vida vegetal, 2-3, 4 Espinafre (Spinacia oleracea), 138139, 612 "Espinha" helicoidal, 454, 454455 Espinhos, 698-699 Espirradeira (Nerium oleander), 702, 702-703 Espliceossomo, 63-64 Esporófitos, 479-481 Esporopolenina, 628-629 Espruce (Picea sitchensis), 252-253 Espruce-da-noruega, 52-53 Estabelecimento da plântula abertura do gancho plumular, 539 crescimento e diferenciação da raiz, 544-549 crescimento

induzido pela auxina, 524, 3526-529 definição, 513, 520, 524, 526527 diferenciação do sistema vascular, 542-545 evitação da sombra, 540-542, 542-543 fotomorfogênese, 537-540 visão geral de eventos durante, 514-515 Estabilidade de proteínas, 61-62, 71-73 Estado de menor excitação, 173, 175, 174 Estado estacionário, distinto do equilíbrio, 147-148 Estado fotoestacionário, 453 Estado quiescente, 652 Estado vítreo do embrião, 652-654 Estados S, de íons manganês, 189 Estágio de coração, da embriogênese, 480-481, 481-482, 4953-494 Estágio de torpedo, da embriogênese, 480-481, 481-482 Estágio globular, da embriogênese, 480-483, 481-482, 493-494 Estágio maduro, da embriogênese, 480-481, 481-482 Estágio zigótico, da embriogênese, 480-481, 481-482 Estames formação dos gametófitos masculinos nos, 625-629 iniciação, 612-613, 614 na dicogamia, 639-640, 640641 na heterostilia, 639-641 Estaquiose, 292-293, 294, 303-306 Estatócitos, 530-532 Estatólitos, 530-532 Esteira rolante de microtúbulos, 29,31,32-33 Estelo formação durante a embriogênese, 493-495 iniciais da raiz originando o, 499-500 movimento de íons através do, 164-165, 165-166 nas raízes, 134-136 Estelo vascular. Ver Estelo Ésteres de borato, 122-123 Ésteres de fosfato, 122-123 Ésteres de silicato, 122-123 Esterilidade masculina citoplasmática (CMS), 334, 336, 640-641 Esteróis, 11, 13, 344, 346 Esteroleosina, 23-24 Estigma aderência e hidratação do grão de pólen, 633, 634 na autoincompatibilidade esporofítica, 641-642 Estiletes (parte do pistilo), 637638 Estiletes de afídeos, 706-707 Estiolamento, 537 Estípulas, 554 Estômatos abertura e fechamento (ver Movimento estomático) acoplamento da transpiração e fotossíntese, 112-114 células-guarda, 113-115, 269270, 561, 562 (ver também Células-guarda corte transversal dos, 114-115 definição, 269-270 desenvolvimento, 562, 563-564 difusão do dióxido de carbono pelos, 258-260 estrutura, 113-114 frequência e distribuição nas folhas, 269-270 função dos, 269-270 na anatomia foliar, 6 “regra do espaçamento de uma célula”, 562 resistência estomática foliar, 112-113 resposta imunológica desencadeada por MAMP, 717 transpiração e, 110-112 Estratificação, 518-520, 520 Estresse acumulação de GABA e, 328329 definição, 732 Estresse abiótico aclimatação e adaptação, 733734 acumulação de GABA e, 328329 ajustes no metabolismo e na fisiologia na recuperação do, 759-760 conflitos (trade-offs) entre o desenvolvimento vegetativo e (o) reprodutivo nos ajustes ao, 732-733 definição, 732 fontes de, 731

impacto nas plantas, 733-740 “matriz de estresses”, 739-740 mecanismos protetores do desenvolvimento e fisiológicos, 747-760 mecanismos sensores de estresse em plantas, 739-741 pesquisa agrícola para aumentar a tolerância de culturas vegetais, 759-760 proteção cruzada mediante exposição sequencial, 739-740 rotas de sinalização ativadas em resposta ao, 740-747 sinalização única e rotas metabólicas criadas por combinações de estresses, 737-740 Estresse ambiental. Ver Estresse abiótico Estresse anaeróbico, 736-737 Estresse luminoso genes de resposta dos cloroplastos ao, 743-745 impacto nas plantas, 734-735, 735-736 Estresse osmótico, 735-736 Estresse pela salinidade acumulação de prolina na planta e, 158-159 impacto na razão raiz:parte aérea do tomateiro, 757-758 impacto nas plantas, 133-134, 734-735, 735-736 impacto quando combinado com o estresse pelo calor, 739740 resposta de plantas sensíveis ao sal, 733-734 sequestro de íons sódio pela planta e, 159-160 tolerância interna, 753 Estresse pelo frio. Ver Resfriamento; Congelamento Estresse por metais pesados exclusão vegetal e mecanismos de tolerância, 753-754 impacto nas plantas, 734-735, 736-737 impacto quando combinado com o estresse pelo calor, 739740 tolerância interna mediante fitoquelatinas e queladores, 753-754 Estria de Caspary estrutura e função, 43-44, 102103, 103, 134-136, 164-165, 165-166 lignificação, 403-405 Estriga (Striga), 420-421, 727 Estrigolactonas biossíntese, 428-429, 576 estrutura, 415-416 funções das, 420-421

na regulação hormonal do crescimento das gemas axilares, 573-574, 576-577, 688-690 na resposta de evitação à sombra, 577-578 na resposta de ramificação à deficiência de nutrientes, 577578 transporte de, 429, 431, 574, 576 Estroma aparato fotossintético e, 181182, 182-183 descrição do 180 estrutura e função, 25-26, 2627 fotoassimilação, 371-374 modificações de enzimas mediadas pela luz no, 208-209 reações de fixação do carbono no, 172-173 Estrômulos, 28-29 Estudos de enxertia, no estímulo ao florescimento, 608-609 Etanol, 320, 319, 321, 322-323 ETHYLENE RESPONSE FACTORI (ERF1), 433-434, 434, 436 Etileno abertura do gancho plumular da plântula e, 539 abscisão foliar e, 684-686 amadurecimento do fruto e, 658-661 biossíntese, 423, 426 como um regulador positivo da senescência, 680-681 crescimento secundário e, 586587 desenvolvimento dos pelos das raízes e, 546-547 estrutura, 415-416 formação de nódulos e, 366 funções do, 418-419 indução da expansão celular lateral na fotomorfogênese, 539-540 indução do florescimento, 612 inibição do desenvolvimento de raízes laterais, 548-549 interações com a auxina nas respostas aos estresses abióticos, 747 na formação de aerênquima induzido, 748-750 nas respostas de defesa induzidas à herbivoria por insetos, 709-710, 712 regulação da dormência da semente, 518-520 resistência sistêmica induzida e, 723-724 resposta da planta ao eliciador derivado de inseto, 706-708 rota de transdução de sinal, 431, 433-434, 434, 436 transporte, 429, 431 Etilmetanossulfonato (EMS), 73-74 Etioplastos, 27-28 Etiquetamento de transpóson, 73-74 Eucalyptus, 137-139 E. regnans, 107-108, 690 Eucromatina, 13-14, 51-52 Eudicotiledôneas, 1-2 anatomia da folha, do caule e da raiz, 6 arquitetura do sistema de raízes, 580, 580-581 crescimento secundário, 583588 na evolução vegetal, 2-3 sistemas de raízes e zonas da atividade apical, 134-136 Euphorbia, 42-43 E. pulcherrima, 599 Eventos durante o ciclo celular, 35-37, 39-39 Evocação floral, 592 Evolução da fotossíntese, 198-200, 203 do crescimento secundário, 5585-586 evolução da casca da semente em Arabidopsis, 650-651 recíproca, 715 Ver também Coevolução Evolução vegetal poliploidia e, 60-62 relações evolutivas vegetais, 2-3 Ver também Coevolução; Evolução Exclusão de arseniato, 733-734 Exina, 628-629 Exocarpo, 656 Exonucleases, 67-68 Expansinas área da parede celular destinada por, 400-401 na abscisão, 685-686 no amadurecimento de frutos,

660-661 no crescimento celular e na expansão da parede induzidos por ácido, 398-400, 411-412, 528-529 a-expansinas, 399-400 B-expansinas, 399-400 Experimentos com fonte luminosa de feixe duplo, 271-272 Experimentos de ablação celular, 499-500 Experimentos de enriquecimento de CO, ao ar livre (FACE), 262263 Experimentos de FACE, 262-263 Explosivos, 353 Exportação carregamento do floema, 300306 transição do dreno para a fonte nas folhas, 307-309 translocação no floema (ver Translocação no floema) Expressão gênica auxina e, 489-490 em respostas alelopáticas, 726 fitocromos e, 455, 457, 460-461 impacto da fotorrespiração na, 218-219 mediada pelo jasmonato, 712713 regulação da assimetria floral, 620-621 regulação epigenética, 14-15 regulação transcricional, 62-68 reprogramação antes da senescência foliar, 676-678 ribossomos e síntese de proteínas, 14-15, 17 transcrição e tradução, 16, 15, 17 Expressão gênica impressa, 646649 Extensômetros, 398-399 Extremidade mais, de microfilamentos e microtúbulos, 29, 30, 31, 32-33 Extremidade menos, de microfilamentos e microtúbulos, 30, 29, 31, 32-33 F F-ATPases, 162-163, 182-183 F,, complexo proteico periférico de membrana, 333-334 Fabaceae, 288-289, 360-361 Facilitadores da sacarose, 155-157 Fagaceae, 137-138 Fagóforos, 668-669 Fagus sylvatica (faia-europeia), 593, 686-687 Faia-europeia (Fagus sylvatica), 593, 686-687 Faias, 137-138 Falso-eupatório (Kuhnia eupatorioides), 579 Família da mostarda, 58-59 Família de fatores de transcrição DORNRÓSCHEN, 502-503, 505 Família de fatores de transcrição GRAS, 494-495 Família de fatores de transcrição KANADI, 502-503, 505, 558-559, 587-588 Família de genes ARF, 558-559, 684 Família de genes CESA, 385-386 Família de genes Clp, 675-676 Família de genes da oclusão dos elementos de tubo crivado (SEO), 288-291 Família de genes do AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF), 558-559 Família de genes FtsH, 675-676 Família de genes NAC, 677-680 Família de genes SEO, 288-291 Família de genes WOX, 499-500, 500-503, 505, 508-509, 558-560 Família de genes WRKY, 677-680, 681-683 WRKY2, 679-680 WRKY53, 679-683 Família de genes YABBY, 558-560 Família de proteínas cassete de ligação ao ATP (ABC) transportador de malato, 160161 827 Índice transportadores de peptídeos, 157-158 transportadores de subfamília G (ABCG), 429, 431 transporte de auxina, 489-490 (ver também Proteínas ABCB) transporte de citocinina, 574, 576 transporte de estrigolactona, 574, 576 Família de proteínas COBRA,

387-388, 402-403 Família de proteínas JAZ, 439440, 440, 565, 709-710 Família de proteínas LEA/DHN/ RAB, 752 Família de receptores do tipo quinases ERECTA (ERf), 563-564 Família do gene H de filamentação sensível à temperatura, 675-676 Família EPFL, 563-564 Família EPIDERMAL PATTERNING FACTOR-LIKE (EPFL), 563-564 Famílias de genes CSL, 386-388 genes CSLA, 386 genes CSLC, 386 genes CSLD, 386 genes CSLF, 386 genes CSLH, 386 FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYLI (FHY1), 454-455, 456 Farnesil, 12, 11, 13 Farquhar, Graham, 246 Fase de atraso, na germinação da semente, 522-523 Fase, dos ritmos circadianos, 595 Fase G,, 35-37 Fase G,, 35-36 Fase M, 35-36 Ver também Mitose Fase S, 35-36, 36-37 Fator de especificidade, da rubisco, 215-217 Fator de resposta ao etileno associado à hipoxia, 740-741 Fator de transcirção VN12, 680681 Fator de transcrição ABA INSENSITIVE4 (ABI4), 443, 444 Fator de transcrição ATHBS, 569 Fator de transcrição ALMYB2, 688-690 Fator de transcrição BEL5, 313314 Fator de transcrição BES1, 434, 435, 436-437 Fator de transcrição bDHLH 1 (CIB1) de interação com Cry, 1465-466 Fator de transcrição BP, 587-588 Fator de transcrição BRANCHEDI (BRC1), 576-577 Fator de transcrição BRASSINAZOLE-RESISTANTI (BZR1), 434, 435, 436-437 Fator de transcrição BRC1, 576578

828 Índice Fator de transcrição BREVIPEDICELLUS (BP), 587-588 Fator de transcrição BRII-EMS SUPPRESSORI (BES1), 434, 435, Fator de transcrição BZRI, 434, 435, 436-437 Fator de transcrição CIB1, 466 Fator de transcrição dedo de zinco JACKDAW (JKD), 544-545, 545-546 Fator de transcrição do tipo SBP, 660-661 Fator de transcrição EGL3, 544545, 545-546 Fator de transcrição ENHANCER OF GLABRAS3 (EGL3), 544-545, 545-546 Fator de transcrição ERF1, 433434, 434, 436 Fator de transcrição FAMA, 562, 563-564 Fator de transcrição GA-MYB, 523-524, 525, 526-527, 612 Fator de transcrição GLABRAÍ (GL1), 564-565 Fator de transcrição GLABRAS3 (GL3), 544-545, 545-546, 564565 Fator de transcrição HY5, 465466, 466, 472-473 Fator de transcrição LATERAL ORGAN BOUNDARIES (LBD), 587-588 Fator de transcrição LBD, 587-588 Fator de transcrição MADS-RIN, 660-661, 661-662 Fator de transcrição MUTE, 562, 563-564 Fator de transcrição MYC2, 709710 Fator de transcrição RIN, 660661, 661-662 Fator de transcrição SPCH, 562, 563-564 Fator de transcrição SPEECHLESS (SPCH), 562, 563-564 Fator de transcrição TTG1, 544545, 545-546, 564-565 Fator de transcrição WEREWOLF (WER), 544-545, 545-546 Fator despolimerizante da actina ADE), 29, 31 Fator limitante, 245-246 Fatores de ação em trans, 64-65, 65,67 Fatores de choque térmico, 751752 Fatores de crescimento do meristema da raiz, 545-546 Fatores de interação de fitocromos (PIFs), 439-440, 460-461, 461, 541, 542, 615-616 Fatores de nodulação (Nod), 363366, 695, 697, 696 NodA, 363-364 NodB, 363-364 NodC, 363-364 NodD, 363-364 NodE, 363-364 «e NodF, 363-364 NodL, 363-364 Fatores de resposta à auxina (ARFs) ARF3, 558-559 ARF4, 558-559 elementos de resposta à auxina e, 439-440 funções dos, 439-440, 492-493, 499-500 MONOPTEROS, 485-486, 492493, 499-501 no desenvolvimento abaxial da folha, 558-559 no desenvolvimento vascular, 500-501 repressão mediada por AUX/ ATA, 441, 443 sinalização da rota de ubiquitina-proteassomo, 439-440, 440 Fatores de transcrição ativação ou inibição durante o estresse abiótico, 7427-743 impacto da fotorrespiração na expressão dos, 218-219 mediadores de respostas à auxina na raiz, 499-501 na transcrição gênica, 63-65, 65,67 regulados durante a senescência foliar, 677-680 regulons de resposta ao estresse, 743, 743-744 Fatores de transcrição bZIP, 654655 Fatores de transcrição do fator responsivo ao AP2/etileno, 499501, 619-620 Fatores de transcrição

específicos, 64-65, 65, 67 Fatores de transcrição gerais, 6364, 65,67 Fatores de transcrição hélice-alça-hélice básicos (DHLH), 562, 563-564 Fatores de transcrição NAC, 502503, 505-506, 559-560, 677-681 Fatores de transcrição regulados por proteínas fosfatase da classe ABI, 518 ABIS, 654-655 ABI, 443, 444, 743-745 ABI5, 654-655 Fatores de troca de guanina nucleotídeo (GEFs), 485-486, 491-492, 636, 637-638 Fatores Myc, 695, 697-698 Fava (Vicia faba) abertura estomática estimulada pela luz, 270 amida na seiva do xilema, 367368 intumescimento dos protoplastos das células-guarda estimulado pela luz azul, 271-273 mecanismo sensor de luz azul e zeaxantina nas células-guarda, 277 mitocôndrias das células do mesofilo, 327 nitrato e compostos nitrogenados na seiva do xilema, 357358 papel da sacarose na osmorregulação das células-guarda, 275, 276 pró-plastídios na raiz, 27-28 FCCP 333-334 Fd-GOGAT, 212-213, 215-217, 357-359 Fd. Ver Ferredoxina Fe-proteína, 366-368 Fecundação descrição da, 625-627 fecundação dupla, 4, 3-5, 625627, 638-640 nos ciclos de vida das plantas, 2-3,4,3-5 Feijão-fava (Phaseolus lunatus), 707-708, 714, 724-725 Feijão-preto ou black bean (Castanospermum australe), 654-655 Feijoeiro (Phaseolus vulgaris) análise da razão entre isótopos de carbono, 265-266 fatores de transcrição NAC, 679-680 nitrato e outros compostos nitrogenados na seiva do xilema, 357-358 nódulos das raízes, 360-361 paredes celulares epidérmicas, 381 plantas de dias neutros, 599 propriedades ópticas da folha, 247 resistência sistêmica induzida e, 724-725 rizóbios simbiontes, 362-363 semente de, 514-515 ureídas na seiva do xilema, 367-368 Feixes vasculares corte transversal, 285-286 traços foliares e, 566, 568-569 Felema, 585-586 Feloderme, 585-586 Felogênio, 583, 585-586 Fenilacetaldeído, 658-659 2-feniletanol, 658-659 Fenilpropanoides, 657-658 Fenocópias, 491-492 Fenótipo, fatores que afetam, 51 Fenótipo fotorrespiratório, 217219 Feofitina, 189-190 Fermentação etapas na, 320, 322-324, 326 nas raízes em resposta à inundação, 759-760 quociente respiratório, 341-343 Fermentação alcoólica, 320, 322323, 341-343 Fermentação do ácido láctico, 320, 322-323 Ferredoxina (Fd) complexo nitrogenase e, 367368 glutamato sintase e, 357-359 na assimilação de enxofre, 368369, 369-370 na assimilação de nitrato, 357, 357-358 na reação luminosa, 186-187 outras funções na fotossíntese, 193-194 Ferredoxina-NADP*-redutase (FNR), 182-183, 193-194 Ferredoxina-tiorredoxina redutase, 209-210, 210-211 Ferritina, 371-373 Ferro absorção pelas

raízes, 136-137, 370-373 aplicação foliar, 131-132 complexos catiônicos com carbono e fosfato, 371-373 efeito das rizobactérias na absorção pela planta, 697-698 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 mobilidade dentro da planta, 124-125 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 128-129 queladores e disponibilidade em soluções de nutrientes, 124-125 transportadores de íons metálicos, 160-161 Ferro férrico, 370-371 Ferro quelato redutase, 371-373 Ferroquelatase, 371-373 Fertilizantes aplicação foliar, 131-132 consumo mundial e custos, 119-121 lixiviação, 119-121 tipos de, 130-131 Fertilizantes com fósforo, 119120, 120-121 Fertilizantes compostos, 130-131 Fertilizantes de potássio, 119-120, 120-121 Fertilizantes mistos, 130-131 Fertilizantes nitrogenados, 119120, 120-121 Fertilizantes orgânicos, 130-131 Fertilizantes simples, 130-131 Ferulatos, 389-390, 404-405 Fes, e FeSy, 193-194 Festuca ovina, 686-687 Fes, 193-194 Fetos (pteridófitas) abertura dos estômatos, 116117 ciclo de vida, 4, 3-5 Fibra de cromatina de 30 nm, 1314, 14-15 Fibras, 42-44, 382 Fibras do floema, 9, 9-10, 381-381 Fick, Adolf, 87-88 Ficoeritrobilina, 174, 175-176 Ficus, 561 Filamentos intermediários, 28-29 Filódio, 554 Filoma, 553

Filotaxia, 507 Fimbrina, 30, 29, 31 Fisiologia vegetal, 1 Fissão de mitocôndrias e cloroplastos, 28-29 de vesículas e túbulos, 18-19 Fitase, 522-523 Fitina, 522-523 Fitoalexinas, 721 Fitocromo A degradação na fotomorfogênese induzida por fitocromos, 461, 461-462 domínios estruturais, 454, 454455 dormência da gema axilar e, 577-578 mediação de respostas à luz vermelho-distante contínua, 459-460 movimento do citosol para o núcleo, 454-455, 456 proteínas PKS e, 461 regulação gênica e, 460-461 Fitocromo B degradação na fotomorfogênese induzida por fitocromos, 461, 461-462 domínios estruturais, 454, 454455 mediação de respostas à luz branca ou vermelha contínua, 459-460 movimento do citosol para o núcleo, 454-455, 456 na resposta de evitação da sombra, 577-578 proteínas PKS e, 461 regulação gênica e, 460-461 Fitocromo C, 459-460 Fitocromo cianobacteriano 1 (Cph1), 454, 454-455 Fitocromo D, 459-460 Fitocromo E, 459-460 Fitocromobilina, 454 Fitocromos abertura do gancho plumular da plântula e, 539 coatuação com criptocromos e fototropinas, 466-467 comprimentos de onda da luz absorvida pelos, 449 desestiolamento e, 449-451 emergência dos primórdios foliares, 554-555 espectros de absorção e de ação, 449-451, 451-452 estado fotoestacionário, 453 florescimento fotoperiódico e, 602-605, 612 funções dos fitocromos €, D e E, 459-460 germinação da semente e, 449451 interconversão das formas Pr e Pfr, 452-453 isoformas em angiospermas, 454 mediação da fotomorfogênese, 537-538, 539 movimento dos cloroplastos para reduzir a energia luminosa e, 253-254 mudanças conformacionais em resposta à luz vermelha, 453454, 454-455 na germinação da semente regulada pela luz, 518-520 partição do Pfr entre o citosol e o núcleo, 454-455, 457 percepção da sombra e evitação da sombra, 540-541, 542 Pfr como a forma fisiologicamente ativa, 453 regulação gênica e, 455, 457, 460-461 responsividade às luzes vermelha e vermelho-distante, 452 respostas da planta intacta, 455, 457-460 rotas de sinalização, 459-462 sincronização do relógio circadiano, 596-597 visão geral, 452 Ver também Fitocromo A, Fitocromo B Fitoeno, 657-658 Fitoeno sintase, 77-78, 657-658, 660-661 Fitólitos, 699 Fitômero, 572-573 Fitoquelatina sintase, 753-754 Fitoquelatinas, 733-734, 753-754 Fitorremediação, 160-161 Fixação atmosférica de nitrogênio, 354, 355-356 Fixação biológica de nitrogênio bactérias de vida livre e simbióticas na, 360-362 complexo nitrogenase,

366-368 condições aneróbicas ou microanaeróbicas, 361-363 energética da, 367-368 energia consumida na, 353 formas transportadas de nitrogênio, 367-368 no ciclo do nitrogênio, 354, 355-356 reação geral, 366 simbiótica, 360-368 (ver também Fixação simbiótica de nitrogênio) visão geral, 359-361 Fixação de nitrogênio fixação de nitrogênio de vida livre, 10-11, 361-362 fixação endofítica de nitrogênio, 362-363 fixação industrial de nitrogêno, 354, 355-356, 367-368 Ver também Fixação biológica de nitrogênio; Fixação simbiótica de nitrogênio visão geral, 354-356 Fixação de oxigênio, 371-373 Fixação endofítica de nitrogênio, 362-363 Fixação simbiótica de nitrogênio bactérias e hospedeiros simbiÓticos, 360-362 complexo nitrogenase, 366-368 formas transportadas de nitrogênio, 367-368 nódulos e formação de nódulos, 362-366 sinais para simbiose, 363-365 Ver também Fixação biológica de nitrogênio Flaveria australasica, 223 Flavina adenina dinucleotídeo (FAD/FADH,) ciclo do ácido cítrico, 318-319, 328, 328-329 cromóforo FAD de criptocromo, 463-464 estrutura e reação de redução, 318-319 formação líquida na respiração aeróbica, 333-334, 334, 336 na assimilação de nitrato, 356, 357 transporte mitocondrial de elétrons, 328-331, 331 transporte mitocondrial não fosforilante de elétrons, 331332 Flavina mononucleotídeo (FMN) estrutura e reação de redução, 318-319 fototropinas e, 467-469 transporte mitocondrial de elétrons, 330-331 Flavonoides efeitos no transporte de auxinas, 490-491 no amadurecimento do fruto, 657-658 Flavoproteína ferredoxina-NADP*-redutase, 186-187 Flavoproteína:quinona oxidorredutase, 331-332 Flipases, 18-19 Floema carregamento, 300-306 componentes celulares, 43-44, 46 descarregamento, 305-308 diferenciação, 542-544 floema de coleta, floema de transporte e floema de entrega, 291 função do, 9, 285 locação, 285-286 materiais translocados no, 291-293, 295-296 (ver também Translocação no floema) na anatomia foliar, 6 nas raízes, 6, 134-136, 165-166 nos caules, 6 nos crescimentos primário e secundário, 9 primário, 569, 583-585 secundário, 9, 9-10, 583-585, 585-586 transição do dreno para a fonte, 307-309 Flor-de-carniça, 165-166 Índice 829 Flor-de-lótus (Nelumbo nucifera), 516-517, 654-655 Flor e fruto da framboesa, 655, 657 Flor-máscara (Alonsoa warscewiczii), 291 Flores desenvolvimento reprodutivo e, 479, 480-481 plantas monoicas e dioicas, 3-5 termogênicas, 336-337 Flores estaminadas, 3-5 Flores pistiladas, 3-5 Florescimento

evocação floral, 592 fotoperiodismo, 597-606, 612 identificação do florígeno, 609610, 611 meristemas florais e desenvolvimento dos órgãos florais, 612-621 mudanças de fases no ápice do caule, 592-595 regulação por interação de fitocromo com criptocromo, 466-467 ritmos circadianos, 594-597 rotas múltiplas e fatores de regulação, 609-163 sinalização de longa distância no, 608-610 vernalização, 605-608 Florestas estrutura do dossel e absorção da luz, 248 manchas de sol, 248-249 Florígeno evidência do, 608-609 idenficação do, 609-610, 611 na rota fotoperiódica do florescimento, 612 translocação no floema, 608610 Fluência categorias de resposta ao fitocromo, 455, 457-460 definida, 449-451 Fluorescência, 173, 175 Fluxo acrópeto de auxina, 486487 Fluxo basípeto de auxina, 486-487 Fluxo de elétrons desacoplado, 93-194 Fluxo de massa da água do solo, 100-102 de nutrientes minerais no solo, 136-137 fluxo de massa no xilema acionado pela pressão, 105-107 nas nervuras, 566 no transporte do floema, 293, 295-300 Fluxo de massa acionado pela pressão, 105-107 Fluxo quântico, 246-247 Fluxos, de íons, 146-148 Fluxos iônicos fluxos ativados pela luz na modulação das enzimas do ciclo de Calvin-Benson, 210-211

830 Índice potencial de membrana e, 146148 F,, complexo proteico integral de membrana, 333-334 FF,-ATP-sintase, 328-331, 331, 332-334 Folhas abscisão, 684-686 aclimatação aos ambientes de sol e de sombra, 249-251 anatomia Kranz, 223, 222, 224 aplicação de fertilizantes, 131132 assimilação de ferro, 371-373 assimilação de sulfato nas, 369-370 barreiras mecânicas aos patógenos e herbívoros, 698-700 camada limítrofe, 110-111, 112113, 258-260 carregamento do floema, 305306 conexão funcional entre a epiderme e a camada de aleurona do endosperma, 648-649 desenvolvimento (ver Desenvolvimento foliar; Polaridade foliar; Primórdios foliares) difusão do dióxido de carbono para o cloroplasto, 258-260 dissipação do acúmulo de calor, 255-257 dissipação do excesso de energia luminosa, 252-255 efeitos da propriedades foliares na fotossíntese, 246-251 efeitos dos níveis de dióxido de carbono na assimilação de nitrato, 373-374 epiderme, 39-40 esfriamento pela transpiração, 255-256 estratégias dos patógenos para invadir, 715-717 etileno e epinastia, 418-419 expansão por interdigitação das paredes das células fundamentais (pavement cells), 393-395, 395-396 frequência e distribuição dos estômatos, 269-270 função das, 3-5, 6 gutação, 103-105 hipótese da defesa ótima, 705 idade do desenvolvimento e cronológica, 671-673 massa foliar total da árvore, 690 morfologia, 553-554 movimento (ver Movimento foliar) movimento da água através das, 110-117 no fitômero, 572-573 padrões de venação, 565-573 (ver também Nervuras foliares) percepção do sinal fotoperiódico, 599 plasticidade fenotípica, 756-758 pressão parcial do dióxido de carbono no espaço intercelular, 260, 261, 265-266 propriedades ópticas, 247 regulação da alocação de fotossintatos, 310-311 resistência hidráulica, 111-112 senescência (ver Regulação da senescência foliar; Síndrome da senescência foliar) síntese citosólica da sacarose, 239-241 tecidos fundamentais, 39-40 teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva e, 107-109 transição do dreno para a fonte, 307-309 variegação, 62-63 volume do espaço de ar, 111112 Folhas bipinadas, 554 Folhas compostas desenvolvimento, 559-560 tipos de, 554 Folhas de sol, 246, 249-251 Folhas de sombra, 246, 249-251 Folhas palmadas, 554 Folhas paripinadas, 554 Folhas sésseis, 554 Folhas simples, 554 Folhas tripinadas, 554 Folhas vegetativas, 553 Folíolos desenvolvimento, 559-560 em folhas compostas, 554 Fonte de auxina, 568-569 Fontes ajuste a mudanças

de longo prazo na razão da fonte para o dreno, 311-312 definição, 291 modelo do fluxo de pressão de ranslocação no floema, 293, 295-296 pressão de turgor e hormônios na regulação das relações onte-dreno, 312-313 regulação da alocação de fotossintatos, 310-311 translocação da fonte para o dreno no floema, 291-292 Força motriz de prótons descrição da, 194 na fotossíntese, 172-173 no transporte secundário ativo, 153-155 síntese de ATP e, 332-334, 411412 Forissomos, 288-291 Formação de cristais de gelo impacto nas plantas, 736-737 mecanismos para impedir, 753755 Formação de cristais de gelo extracelulares, 736-737 Formação de cristais de gelo intercelulares, 736-737 Formação de padrões, durante a embriogênese de Arabidopsis, 482 Formação do fuso, 37, 38, 39 Forminas, 30, 29,31 Fosfatase PP2, 502-503, 505 Fosfatidilcolina estrutura, 12, 343-344, 345 nas membranas mitocondriais, 327 síntese, 346, 347 Fosfatidiletanolamina estrutura, 343-345 nas membranas mitocondriais, 327 síntese, 346, 347 Fosfatidilglicerol estrutura, 345 nas membranas mitocondriais, 327 síntese, 346, 347, 348-349 Fosfatidilinositol, 345, 346, 347, 348-349 Fosfatidilinositol-4,5-bifosfato (PIP;), 348-349 Fosfatidilserina, 345 Fosfato absorção pela raiz, 136-137 absorção pelas ectomicorrizas, 139-140 absorção pelas micorrizas arbusculares, 138-139 assimilação, 369-370 complexos de cátions de ferro, 371-373 efeitos da temperatura na disponibilidade nos cloroplastos, 257-258 efeitos do pH do solo na disponibilidade, 133-134 falta de mobilidade e disponibilidade no solo, 132-133 na seiva do floema, 291-292 regulação da síntese citosólica de sacarose, 239-240, 241 transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334, 335 Fosfato de hidrogênio carregamento do xilema na raiz, 165-166 concentração nos tecidos das raízes da ervilha, 147-148, 148149 Fosfato de rocha, 130-131 Fosfato inorgânico (PP), 163-164 3-fosfoadenilato, 368-369 3-fosfoadenosina-5"-fosfossulfato (PAPS), 368-369, 369-370 Fosfoenolpiruvato (PEP) estrutura, 319, 321 metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-229, 229-230 na biossíntese de aminoácidos, 359-360, 360-361 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 349-350, 350351 na fotossíntese C,, 221, 222, 224-225 na glicólise e na regulação da glicólise, 320, 321-324, 326, 338-339 na síntese de fenóis, 326-327 rotas alternativas de metabolização, 320, 322-324, 326, 328329 Fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase) metabolismo ácido das crassuáceas, 225, 228-231 na fotossíntese C, 221, 222, 224-225

regulação da, 230-231 Fosfofrutoquinase interconversão citosólica de hexoses, 238-239, 239 na conversão de trioses fosfato, 226 na glicólise, 320, 321-324, 326 Fosfofrutoquinase dependente de ATP, 320, 322-324, 326 Fosfofrutoquinase dependente de fosfato, 238-239, 239 Fosfofrutoquinase dependente de PP, 226, 320, 322-323 3-fosfoglicerato ciclo de Calvin-Benson, 203204, 204-205, 205-207 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-214, 213, 215217 clo proteobacteriano fotossintético oxidativo C, do carbono, 217-218, 218-219 na biossíntese de aminoácidos, 359-360, 360-361 na glicólise, 320, 319, 321, 321322 2-fosfoglicerato, 319-321 Fosfoglicerato mutase, 320 3-fosfoglicerato quinase, 204-205, 207, 320, 321-322 Fosfoglicerolipídeos, 413-415 2-fosfoglicolato ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-214, 213, 215217 ciclo proteobacteriano fotossintético oxidativo C, do carbono, 216-218 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 2-fosfoglicolato fosfatase, 212-213, 213, 215 Fosfoglucano hidrodiquinase, 236, 237 Fosfoglucomutase, 227, 320 6-fosfogluconato, 325 Fosfoinositídeos, 348-349 Fosfolipase A (PLA), 413-415, 415 Fosfolipase A2 (PLA2), 710, 712, 711 Fosfolipase C (PLC), 413-415, 415 Fosfolipase D (PLD), 413-415, 415 Fosfolipídeos estrutura e função nas membranas, 10-11, 12, 13 nas membranas mitocondriais, 327 Fosforilação de proteínas regulação da atividade da nitrato redutase, 357 2. c

regulação de quinases dependentes de ciclina, 36-37, 39 regulação do metabolismo do amido, 237 Fosforilação em nível de substrato ciclo do ácido cítrico, 328, 328329 definição, 321-322 produção total de ATP da, 333334, 334, 336 Fosforilação oxidativa desacopladores, 333-334 fluxo de elétrons mediante complexos transmembrana multiproteicos, 330-332 mecanismos que baixam a produção de ATP, 334, 336-338 na respiração vegetal, 318 proteínas codificadas pelo genoma mitocondrial, 334, 336 ramos suplementares, 331-333 síntese e produção de ATP, 332-334, 336 visão geral, 318-319, 328-331 Fosforito, 130-131 Fósforo efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 em fertilizantes, 130-131 mobilidade dentro da planta, 124-125 na solução de Hoagland modificada, 123-124, 124 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 125-127 Fosforribuloquinase, 204-205, 208-211, 211-212 Fotoassimilação, 371-374 Fotoblastia, 447, 518-520 Fotocromismo, 452-453 Fotofisiologia, poder de resolução da, 280-281 Fotofosforilação, 193-195 Fotoinibição, 196-198 Fotoinibição crônica, 254-255 Fotoinibição dinâmica, 254-255 Fotoliase, 463 Fotomorfogênese definição, 447, 537 indução da expansão celular lateral pelo etileno, 539-540 induzida por fitocromo, 460462 regulação da abertura do gancho plumular por fitocromo e auxina, 539 respostas à radiação UV-B, 472-474 supressão no escuro por GA e brassinosteroides, 537-538 visão geral, 537-538 Fotonastia, 447 Fótons definição, 172-173 proteção contra fotodanos, 195-198 ooooo Fotoperiodismo categorias de respostas fotoperiódicas, 597-599 definição, 447, 592, 597 efeito das quebras da noite, 599, 601 fitocromo e, 602-605 hipótese do relógio, 599-600, 601 medição do comprimento da noite pela planta, 599, 599-600 modelo de coincidência, 599604 percepção foliar do sinal fotoperiódico, 599 regulação pela luz azul em algumas plantas de dias longos, 604-606 rota fotoperiódica no florescimento, 612 visão geral, 597 Fotoproteção, 195-197 Fotoquímica, 175-178 Fotorreceptor UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8), 449, 472-474 Fotorreceptores Fo Fo absorção de luz suficiente para ativar fotorrespostas, 449-452 coatuação de criptocromos, fitocromos e fototropinas, 466-467 complexo carotenoide-proteína, 280 criptocromos, 463-466 definição, 448 espectros de absorção e ação, 449-451, 451-452 fitocromos, 4527-455, 457 fototropinas, 466-473

proteínas ZEITLUPE, 449, 461462 visão geral, 448-449 Ver também fotorreceptores individuais orreceptores de luz azul criptocromos, 463-466 ototropinas, 466-473 proteínas ZEITLUPE, 449, 461462 ipos de, 461-462 orreceptores ZEITLUPE (ZTL), 449, 461-462 Fo Fo Fo orreceptores ZTL, 449, 461-462 torrespiração aumento da biomassa pela engenharia genética, 218-221 efeitos da temperatura na, 257258, 258-259 em cianobactérias, 216-218, 218-219 fotoassimilação e, 373-374 fotossíntese C, e, 225, 228-229 localização da, 211-212 reações da, 212-217 Ver também Ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono torrespostas à radição ultravioleta, 472-474 absorção de radiação solar suficiente para ativar, 449-452 emergência dos primórdios foliares, 554-555 fotorreceptores, 448-452 fotorreversibilidade, 452-453 respostas à luz azul, 461-463 (ver também Respostas à luz azul) respostas do fitocromo, 455, 457-460 visão geral, 447-448 Fotorreversibilidade, 452-4583, 455, 457 Fotossintatos acumulação e partição, 230231, 309-312 carregamento do floema, 300306 competição entre tecidos do dreno por, 310-312 definição, 291 descarregamento do floema, 305-308 formação e mobilização de amido no cloroplasto, 231-239 modelo de fluxo de pressão do transporte no floema, 293, 295-300 translocação no floema (ver Translocação no floema) Fotossintese absorção e emissão de luz pelas moléculas, 173, 175-176 complexo antena e organização do centro de reação, 176-178, 181-183, 185-186 efeitos da luz na, 250-256 efeitos da temperatura na, 255258, 258-259 efeitos das propriedades da folha na, 246-251 efeitos do dióxido de carbono na, 258-264 eficiência da conversão da luz em energia química, 177-178 espectros de ação, 176-177, 177 genes dos cloroplastos, 197-200 montagem de proteínas dos cloroplastos, 198-200 razão entre isótopos de carbono, 263-267 reações de carboxilação (ver Reações de carboxilação da fotossíntese) Fotossíntese C, (ciclo C, do carbono) anatomia Kranz, 222, 223, 224 atividade das enzimas regulada pela luz, 224-225 células do mesofilo na, 222, 223, 224-225 efeitos do dióxido de carbono na, 260-261 efeitos projetados dos níveis elevados de CO, na, 263 eficiência fotossintética sensível à temperatura, 257-258, 258-259 em células individuais, 223, 224-225 831 Índice estágios e compartimentos, 221,229, 224 ideal térmico fotossintético, 256-258 mecanismos de descarboxilação dos ácidos C, nos cloroplastos das células da bainha do feixe, 222, 224 plantas tolerantes ao resfriamento, 225, 228-229 processos de transporte na, 224-225,

228-229 produções primárias da carboxilação, 221-222 produtividade quântica máxima, 251-252 reações da, 222 redução da fotorrespiração em climas quentes e secos, 225, 228-229 visão geral, 219-221 Fotossistema I (PSI) clorofila P700, 187-188 descoberta do, 178-179 estrutura, 192-194 função na fotossíntese, 186-187 herbicidas e, 193-194 organização e estrutura na membrana do tilacoide, 181182, 182-183 partição de energia entre PSL e PSIL 197-198 proteção de espécies reativas de oxigênio, 197-198 proteínas do complexo I de captação de luz, 183, 185-186 razão entre PSle PSII, 181-183 transporte de elétrons no esquema Z, 178-179, 180, 185187, 192-193 Fotossistema II (PSII) centro de reação de bactérias purpúreas e, 183, 185 clorofila P680, 187-189 complexo aceptor de elétrons, 189-190 descoberta do, 178-179 efeito de herbicidas no, 193-194 estrutura do, 188-189, 189 fotoinibição, 196-198, 254-256 funções na fotossíntese, 186187 organização e estrutura na membrana do tilacoide, 181182, 182-183 oxidação de água a oxigênio, 188-189 partição de energia entre PSL e PSIL 197-198 proteínas do complexo II de captação de luz, 183, 185-186 quenching não fotoquímico, 196-197 razão entre PSle PSII, 181-183 respostas das plantas à sombra e, 247-248, 250-251 transferência de elétrons entre PSI e PSII, 192-193

832 Índice transporte de elétrons no esquema Z, 178-179, 180, 185187 Fototaxia, 461-462 Fototropinas autofosforilação induzida pela luz azul, 469, 469-470 coatuação com criptocromos e fitocromos, 466-467 domínio LOV2, 449-451, 452, 469 espectro de ação, 449-451, 452 fototropina 1, 489-490, 535-536 fototropina 2, 535 função das, 449, 461-462 interação com a auxina no fototropismo, 469 mudanças conformacionais induzidas pela luz azul, 467-469 no fototropismo, 535-536 regulação do movimento dos cloroplastos, 469-471 visão geral, 466-469 Fototropismo auxina e, 469, 535-536 definição, 447, 528-529, 535 eventos pós-tradução, 535-537 nos coleóptilos, 407, 417, 535 Fragmoplasto, 38, 39, 391-393 Frankia, 361-362, 695, 697 Fraxinus, 305-306 F. excelsior, 285-286, 516-517, 686-687 Freixo (Fraxinus), 305-306 Freixo europeu (Fraxinus excelsion), 285-286, 516-517, 686-687 Frequência, da luz, 172-173 FRET, 183, 185 Fritillaria assyriaca, 13-14 Fruto climatérico, 658-661 Fruto não climatérico, 658-661 Frutos desenvolvimento, 660-661, 661-662 fruto climatérico e não climatérico, 658-661 mecanismos de amadurecimeto e regulação, 657-662 (ver também Amadurecimento de frutos) sistemas-modelo de desenvolvimento do tomateiro e de Arabidopsis, 655, 657-658 temperatura e respiração pós-colheita, 341-343 tipos de, 655, 657 Frutos agregados, 655, 657 Frutos carnosos amadurecimento, 657-658 definição, 655, 657 desenvolvimento, 655, 656, 657-658 Frutos deiscentes, 655, 657 Frutos indeiscentes, 655, 657 Frutos múltiplos, 655, 657 Frutos secos, 655, 657 Frutos simples, 655, 657 Frutose durante o amadurecimento do ruto, 6538-659 em açúcares não redutores, 294 forma redutora, 294 na glicólise, 320, 321-322 Frutose-1,6-bifosfatase ciclo de Calvin-Benson, 204205, 208-211 fotossíntese C,, 226 síntese de sacarose no citosol, 238-239, 239, 310-311 Frutose-1,6-bifosfato ciclo de Calvin-Benson, 208 estrutura, 319, 321 formação no citosol, 238-239 na glicólise, 320, 322-324, 326, 338-339 Frutose-1,6-bifosfato aldolase, 226 Frutose-1,6-bifosfato fosfatase, 322-323 Frutose-2,6-bifosfatase, 226 Frutose-2,6-bifosfato, 238-239, 239, 323-324, 326 Frutose-2,6-bifosfato fosfatase, 238-239, 239 Frutose-6-fosfato ciclo de Calvin-Benson, 208 estrutura, 319, 321 interconversão de hexoses fosfato citosólicas, 238-239, 239 na glicólise, 320, 322-324, 326, 338-339 rota oxidativa das pentoses fosfato, 325, 326-327 Frutose-6-fosfato-1-quinase, 226 Frutose-6-fosfato-2-quinase, 226, 238-239,

239 Frutose-6-fosfato-2-quinase/frutose-2,6-bifosfato fosfatase, 239 FT INTERACTING PROTEIN1 (FTIP1), 609-610, 611 Fucose, 382-383 Fumaça, quebra da dormência da semente e, 520 Fumarase, 328 Fumarato, 328, 328-329, 331, 349-351 Fungos efeitos do pH do solo nos, 132134 micorrízicos, 137-140 Funículo, 630, 631 Fusão de mitocôndrias, 24-25 de vesículas e túbulos, 18-19 Fusão dos protoplastos, 75-76 Fusão gênica, 74-77 Fusarium F. fujikuroi, 417-418 F. oxysporum, 723-725 Fusicoccina, 162-163, 272-273, 396-397, 470-471, 715-717, 717 Fusicoccum amygdali, 715-717 Fuso mitótico, 37, 39, 38 G GA 2-oxidase (GA2ox), 423, 441, 443, 442, 518, 684 GA 3-oxidase (GA3ox), 423, 441, 4483, 442, 518 GA. Ver Giberelinas GABA, 328-329 GABA, desvio de, 328-329 Gaeumannomyces graminis, 697698 Gafanhoto castanho (Nilaparvata lugens), 289-291 Gafanhotos, 706-708 Galactanase, 660-661 Galactanos, 382, 389-390 Galactinol, 303 Galactolipídeos, 10-11, 13, 24-26, 343-344 Galactono-gama-lactona desidrogenase, 332-333 Galactose, 292-293, 294, 382-383, 382-383, 388-389 Galha da coroa, 75-76 Galium aparine, 39-40 Gametas definição, 2-3 não reduzidos, 57-58 nos ciclos de vida das plantas, 2-5,4 produção de, 625-627 Gametófito feminino desenvolvimento no rudimento seminal, 625-627 estágios de polinização, 633634 Gametófito masculino desenvolvimento nos estames, 625-629 estágios da polinização, 633634 Gametófitos, 2-5, 4 Ver também Gametófito feminino; Gametófito masculino Garner, Wightman, 597 GAUT1 e GAUTY, 389-390 GAX. Ver Glucuronoarabinoxilano GC-box, 63-64, 64-65 GEFSs. Ver Fatores de troca de guanina nucleotídeo Gemas axilares dormência em plantas lenhosas, 577-579 efeito da disponibilidade de sacarose no crescimento, 576577,577-578 localização e função, 9-10 no corpo da planta, 6 no desenvolvimento vegetativo, 572-574 regulação hormonal do crescimento, 573-577 supressão durante a senescência monocárpica, 688-690 Gene AGAMOUS (AG), 615-616, 616-620 Gene AGAMOUS-LIKE1-3 (AGL1-3), 618-619 Gene AGL1-3, 618-619 Gene AINTEGUMENTA (ANT), 504, 587-588 Gene AmSEP3B, 615-616 Gene ANT, 504, 587-588 Gene API, 615-616 Gene AP2, 615-616 Gene APETALAI (AP1) ativação, 609-610, 611, 612 identidade dos órgãos florais e, 615-618 Gene APETALA? (AP2), 615-616, 616-620 Gene APETALAS (AP3), 616-617, 617-620 Gene ASI, 555-556 Gene ASYMMETRIC LEAVES1 (AS7), 555-556 Gene AtCO, 615-616 Gene ATMLI, 493-494, 494-495 Gene AtNHX1,

159-160 Gene AUXIN RESPONSE FACTOR 2 (ARF2), 684 Gene Bph14, 718-719 Gene Brachytic? (BR2), 489-490 Gene BRANCHED FLORETLESS1, 615-616 Gene BRC2, 577-578 Gene CAL, 615-616 Gene CAPRICE (CPC), 544-545, 545-546 Gene caroteno-dessaturase, 77-78 Gene CAULIFLOWER (CAL), 615-616 Gene CHL1, 157-158 Gene CKX3, 560 Gene CNR, 660-661, 661-662 Gene CO, 577-578, 601-606, 609610, 612 Gene CONSTANS (CO), 577-578, 601-606, 609-610, 612 Gene CPC, 544-545, 545-546 Gene CRABS CLAW (CRC), 558559 Gene CRC, 558-559 Gene CYCLOIDEA, 620, 621 Gene CYP85A1, 631-632 Gene CYTOKINN RESPONSE1 (CRET), 494-495 Gene DE-ETIOLATED? (DET2), 5937-538 Gene DEFECTIVE KERNEL1 (DEK1), 648-649, 650-651 Gene DEFH200, 615-616 Gene DEFH49, 615-616 Gene DEFH72, 615-616 Gene DEK1, 648-651 Gene DET2, 537-538 Gene DICHOTOMA, 620 Gene DIR1, 721-722 Gene DIVARICATA (DIV), 620 Gene DWARF4, 53-54 Gene FACKEL (FK), 485-486 Gene FARINELLI, 615-616 Gene FASS, 484-485 Gene fass, 494-496 Gene FBP7/11, 620 Gene FC1, 576-577 Gene FINE CULMI (FCT), 576577 Gene FLC, 607, 608, 612, 615-616, 744-745 Gene FLO, 615-616 Gene FLORAL-BINDING PROTEIN7/11 (FBP7/11), 620 Gene FLORICAULA (FLO), 615616

Gene FLOWERING LOCUS € (FLC), 607, 608, 612, 615-616, 744-745 Gene FLOWERING LOCUS T (ET) dormência das gemas axilares e,577-578 florígeno, 609-610, 611, 612 mudanças epigenéticas na resposta aos estresses abióticos, 744-745 regulação pelo CIB1, 466 transporte no floema, 313-314 Gene FRUITFUL (FUL), 615-616, 660-661, 661-662 Gene FT. Ver Gene FLOWERING LOCUST Gene FUL, 615-616, 660-661, 661-662 Gene GA 20-OXIDASE1, 507 Gene GLABRA? (GL2), 544-545, 545-546, 565 Gene GLOBOSA, 615-616 Gene GLOSSY15, 615-616 Gene gun, 75-77 Gene GUNI1, 744-745 Gene GURKE (GK), 485-486 Gene GUS, 74-75 Gene H1, 724-725 Gene HAESA (HAE), 685-686 Gene HAESA-LIKE? (HSL2), 685-686 Gene HAIKU, 651 Gene Heading-datel (Hd1), 601602, 602-604, 612, 615-616 Gene Heading-date3a (Hd3a), 601602, 602-604 Gene HSL2, 685-686 Gene HY4, 463 Gene IDA, 685-686 Gene INDESISCENT (IND), 660661, 661-662 Gene INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION (IDA), 685-686 Gene ipt, 681-683, 683 Gene ISOPENTENIL TRANSFERASE7 (IPT7), 423, 426, 555-556, 560 Gene JOINTLESS, 684-685 Gene KNOTTEDI, 507 Gene LEAFY (LFY) ativação, 609-610, 611, 612 identidade do meristema floral e, 615-616 Gene lhcb, 743-745 Gene MAX4, 576 Gene MCMI, 618-619 Gene MERISTEM LAYER1 (ATML1), 493-494, 494-495 Gene Mi-1, 718-719 Gene MONOPTEROS (MP), 485486, 492-493, 499-500, 502-5083, 505-506, 504 Gene MP, 485-486, 492-493, 499500, 502-503, 504, 505-506 Gene NAM-A1, 678-680 Gene NPHI, 466-467 Gene OsFDI, 615-616 Gene para chalcona sintase, 71-72 Gene PHABULOSA (PHB), 555556, 558-559 Gene PHAN, 555-556, 558-559, 559-560 Gene PHAVOLUTA (PHV), 555556, 558-559 Gene PHB, 555-556, 558-559 Gene PHOTOPERIOD SENSITIVITYS (Se5), 602-604 Gene PHV, 555-556, 558-559 Gene PHYA, 604-605 Gene PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR4 (PIF4), 615-616 Gene PI, 615-616, 616-620 Gene PISTILLATA (PI), 615-616, 616-620 Gene PLENA, 615-616 Gene PRESSED FLOWER (PRS), 558-560 Gene PROTODERMAL FACTOR? (PDF2), 493-494, 494-495 Gene PRS, 558-560 Gene RabG3b, 671 Gene RADIALIS (RAD), 620 Gene RAX, 573-574 Gene REGULATOR OF AXILLARY MERISTEM FORMATION (ROX), 573-574 Gene REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS (RAX), 573-574 Gene REPLUMLESS (RPL), 660661, 661-662 Gene RLF 615-616 Gene ROUGH SHEATH? (RS2), 555-556 Gene ROX,

573-574 Gene RPL, 660-661, 661-662 Gene RS2, 555-556 Gene SAG113, 680-681 Gene SCARECROW (SCR), 494496, 496-497, 499-500, 500-501 Gene SCR, 494-496, 4196-497, 499500, 500-501 Gene SHOOT MERISTEMLESS (STM), 504, 505-507, 587-588 Gene SHORT-ROOT (SHR), 494496, 496-497, 499-500, 500-501 Gene SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP), 615-616 Gene SOCI, 607, 612, 615-616, 619-620, 744-745 Gene SPL, 631-632 Gene SPOROCYTELESS (SPL), 631-632 Gene SQUAMOSA, 615-616 Gene STM, 504, 505-507, 587-588 Gene SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1 (SOCT), 607, 612, 615-616, 619620, 744-745 Gene SVP, 615-616 Gene TB1, 576-577 Gene TEOSINTE BRANCHEDI (TB1), 576-577 Gene TFL1,577-578 Gene TIC, 466-467 Gene TIME FOR COFFEE (TIC), 466-467 Gene TLDI, 747 Gene TON2, 484-485 Gene TRANSPARENT TESTA GLABRA? (TTG2), 651 Gene TTG2, 651 Gene Vat, 718-719 Gene WOL, 542-543 Gene WOODEN LEG (WOL), 494495, 495-496, 542-543 Gene WUS, 500-507, 504 Gene YUCO, 420-421, 422-423 Gene ZAG1, 615-616 Gene ZAP1, 615-616 Gene ZAT12, 743-744 Gene ZMM2, 615-616 Gene B-glucuronidase (GUS), 74-75 Genes de proteínas de transporte em membranas, 157-158 domínios, 74-75 métodos para estudar a função gênica, 72-77 modificações genéticas de culturas vegetais, 76-78 Genes (ATG) relacionados à autofagia, 668-671 Genes AIA18 e AIA28, 581-582 Genes ARBORKNOX, 587-588 Genes ARP 555-556 Genes ARR do tipo A, 432, 433434 Genes ARR do tipo B, 432, 433434 Genes ARR7 e ARR15, 500-501, 501, 505-506 Genes associados à senescência (SAGs), 676-677, 684 Genes Blade on Petiole (BOP), 559-560 Genes BOP 559-560 Genes CLAVATA (CLV), 415-417, 504, 505-509 Genes CLV, 415-417, 504, 505-509 Genes CUC, 502-503, 505-506, 504, 559-560 Genes CUP-SHAPED COTYLEDON (CUC), 502-503, 505-506, 504, 559-560 Genes da Classe A, 616-620 Genes da Classe B, 617-620 Genes da Classe C, 617-620 Genes da Classe D, 619-620 Genes da Classe E, 618-620 Genes da família da protease caseinolítica, 675-676 Genes da identidade dos órgãos florais funções dos, 614 modelo ABC da identidade dos órgãos florais, 616-619 mutações homeóticas e a identificação dos, 616-617 Genes da nodulação (nod), 363364 Genes da virulência (vir), 75-76 Genes de avirulência (avr), 718719n Genes de homeodomínio, 506507 833 Índice Genes de resposta precoce, 523524 Genes de resposta primária, 460461, 523-524 Genes de resposta secundária, 460-461, 523-524 Genes de

resposta tardia, 523-524 Genes de senescência regulados para baixo (SDGs), 676-677 Genes dos cloroplastos, 197-200, 743-745 Genes expressos maternalmente (MEGS), 646-647 Genes expressos paternalmente (PEG9), 646-647 Genes FERTILIZATION-INDEPENDENT SEED (FIS), 645-649 Genes FIS, 645-649 Genes homeóticos, no florescimento, 616-620 Genes IPT, 745-746 IPT1, 576 IPT2, 576 IPT3, 683 IPT7, 423, 426, 555-556, 560 Genes KNOTTEDI-LIKE HOMEOBOX (KNOX) desrepressão durante a formação de folhas compostas, 559560 manutenção de nichos de células-tronco nos meristemas, 508-509, 587-588 regulação da citocinina e GA no meristema apical do caule, 423, 426, 506-507 repressão pelos genes ARP nos primórdios foliares, 555-556 Genes LAS, 573-574, 684-685 Genes LATERAL SUPPRESSOR (LAS), 573-574, 684-685 Genes MADS box, 618-620, 660661, 661-662 Genes NAM-B, 677-680 Genes nodulinos, 363-364 Genes PHOT, 466-467 Genes PLETHORA (PLT), 499500, 500-501 Genes R, 718-719, 724-725 Genes relacionados à abscisão, 685-686 Genes relacionados à oclusão dos elementos de tubo crivado (SEOR), 287-291 Genes repórteres, 74-77 Genes saltadores. Ver Transpósons Genes SEOR, 289-291 Genes SEPALLATA (SEP), 615616, 618-620, 660-661 Genes SHATTERPROOF (SHP), 547-548, 620, 660-661, 661-662 Genes SHP, 547-548, 620, 660661, 661-662 Genes simbióticos essenciais, 695, 697, 696 Genes vir, 75-76 Genes YUCCA na biossíntese de auxina, 420421, 422-423

834 Índice na emergência dos primórdios foliares, 554-555 no crescimento da lâmina foliar, 559-560 no desenvolvimento das nervuras foliares, 571-573 no desenvolvimento do saco embrionário, 631-632 regulação negativa da senescência foliar pela auxina, 684 Genetas, 583 Gengibre-selvagem, 251-252 Genoma mitocondrial características do, 61-63 complexos respiratórios codificados por, 334, 336 esterilidade masculina citoplasmática, 640-641 Genoma nuclear cromatina, 51-52 meiose, 53-56 organização dos cromossomos durante a interfase, 53-54 poliploidia, 56-62 (ver também Poliploidia) regulação gênica pós-tradução, 71-73 regulação gênica pós-transcricional, 67-72 regulação gênica transcricional, 62-68 transpósons, 52-54 visão geral, 13-14, 51-52 Genoma plastidial, 61-63 Genomas citoplasmáticos, 61-63 de organismos-modelo, 1-2 Ver também Genoma mitocondrial; Genoma nuclear Genomas organelares, 61-63 Geração esporofítica, 4, 3-5, 625 Geração gametofítica, 4, 3-5, 625625-627 Geranilgeranil, 12, 11,13 Geranilgeranildifosfato (GGPP), 423 Germinação definição, 480-481 precoce, 517-518 Germinação da semente absorção de água e fases de, 520-523 condições necessárias para, 513 conversão de lipídeos armazenados em carboidratos durante, 348-351 definição, 520 fitocromos e, 449-451, 459-460 mobilização de reservas armazenadas, 522-524, 526-527 Germinação pré-colheita, 517518, 518 Gerontoplastos, 675 Gesso, 132-133 Gibberella fujikuroi, 417, 715-717 Giberelinas (GA) acumulação no meristema apical do caule, 507 biossíntese, 4272-423, 424 como reguladores negativos da senescência, 684 crescimento secundário e, 586587 descoberta das, 417-418 efeitos das, 417, 417-418 estrutura, 415-416 formas das, 417-418 indução do florescimento, 609610, 612 na regulação da produção, 594595 na resposta de evitação da sombra, 541, 542 produção de a-amilase durante a germinação estimulada por GA, 522-524, 526-527 produzidas por patógenos, 715717 razão ABA:GA como o determinante primário da dormência da semente, 517-520 supressão da fotomorfogênese no escuro, 537-538 transporte, 312-313, 429, 431 Gimnospermas características das células crivadas, 287-288 células condutoras do xilema, 103-105 células crivadas, 43-44, 45 ciclo de vida, 4, 3-5 crescimento secundário, 583588 definição, 1-2 lenho de compressão, 408 na evolução vegetal, 2-3 respostas fotorreversíveis induzidas por fitocromos, 453

tecido haploide da semente, 3-5 translocação no floema, 298300 Gineceu, 630-632 Ginkgo, 401-402 G. biloba, 684, 687-688 Girassol (Helianthus annuus) aerênquima, 341-343 efeitos do estresse hídrico na fotossíntese e na expansão foliar, 735-736 gliconeogênese, 321-322 mudanças diárias no conteúdo de xantofila, 253-254 murcha foliar, 254-255 nitrato e outros compostos nitrogenados na seiva do xilema, 3597-358 Glaucophytae, 203 Glicano, 382 Glicanos N-ligados, 19-20 Gliceolina I, 721 Gliceraldeído-2-fosfato, 207 Gliceraldeído-3-fosfato alocação entre o amido e a síntese da sacarose, 310-311 ciclo de Calvin-Benson, 204205, 208 estrutura, 319, 321 glicólise, 320, 321-322 na formação citosólica de frutose-1,6-bifosfato, 238-239 rota oxidativa das pentoses fosfato, 325, 326-327 Gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase, 210-211, 211-212, 320, 321-322 Glicerato ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono proteobacteriano, 217-218, 218-219 gerado no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212213, 214, 213, 215-217 Glicerato quinase, 212-213, 213, 215-218, 218-219 Glicerofosfolipídeos, 344, 346, 345 Gliceroglicolipídeos, 344, 346, 345 Glicerol-3-fosfato, 721-722 Glicerol, 343-344 Glicerolipídeos, 346-349 Glicerolipídeos polares, 343-346, 344, 346 Glicina ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-213, 214, 213, 215 rota fotossintética, 359-360, 360-361 Glicina betaína, 748-750 Glicófitas, 735-736, 753 Glicolato ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-213, 214, 213, 215 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono proteobacteriano, 217-218, 218-219 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 Glicolato desidrogenase, 217-221, 218-219 Glicolato oxidase, 212-213, 213, 215 Glicolato oxidase catalase, 219-221 Glicólise acoplamento às rotas biossintéticas, 338-340 comparada em células animais e vegetais, 319, 321 etapas e fases, 320, 321-324, 326 fontes de carboidratos, 319, 321-322 produção líquida de ATP, 334, 336 reações glicolíticas alternativas, 321-323 redundância metabólica, 321322 regulação da, 323-324, 326 rotas fermentativas, 320, 319, 321-324, 326 visão geral, 318 Gliconeogênese, 321-323, 349-351 Glicoproteínas nas paredes celulares primárias, 399-400 processamento de, 19-21 Glicoproteínas N-ligadas, 19-20 Glicoproteínas ricas em hidroxiprolina (HRGPs), 382, 382-383 Glicose a partir da degradação do amido à noite, 236, 237 coeficiente de difusão, 87-88 durante o amadurecimento do fruto, 658-659 estruturas

conformacionais, 382-383 forma redutora, 294 gliconeogênese, 321-323, 349351 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 349-351 na glicólise, 320, 319, 321-322 rota oxidativa das pentoses fosfato, 323-324, 326-327 Glicose-1-fosfato, 239, 320 Glicose-6-fosfato a partir da degradação do amido à noite, 237 estrutura, 319, 321 na glicólise, 320, 321-322 (ver também Glicólise) produção citosólica a partir de trioses fosfato, 238-239, 239 regulação da síntese citosólica da sacarose, 239-240, 241 rota oxidativa das pentoses fosfato, 318, 323-324, 326-327 icose-6-fosfato desidrogenase, 25, 326-327 icosidases, 393, 705 icosídeos, 423 icosídeos cardíacos, 701-702 icosídeos cianogênicos, 70405 icosil, 382-383 icosilases, 65, 67 icosilceramida, 345 icosilglicerídeos, 10-11, 13 icosiltransferases, 386-390 icosinolatos, 702-704 icossomos, 349-351 ifosato, 77-78 ioxilato ciclo do carbono fotossintético oxidativo C,, 212-213, 214, 213, 215 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono proteobacteriano, 217-218, 218-219 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 Glioxissomos, 23-24 Gloeothece, 362-363 Glomeromycota, 137-138, 695, 697 Glomus G. intraradices, 695, 697 G. mosseae, 138-139 Glucanases, 685-686, 720 Glucano hidrodiquinase, 236-237 Glucanos, 382, 387-390 Ver também Celulose (153/154)-B-D-Glucanos, 389401 900040 90900000004

Glucanos de ligação mista, 389390 Glucomanano, 391, 402 Glucuronoarabinoxilano (GAX), 382, 389-390, 391, 391-393, 399-400 Glucuronoxilano, 391-393 Glutamato gerado no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212213, 214, 213, 215-217 na assimilação de amônio, 357360, 358-359 na assimilação de nitrato, 373374 na fotossíntese C,, 222 na seiva do floema, 292-293, 294 rota biossintética, 359-360, 360-361 utamato desidrogenase, 35859, 359-360 utamato glioxilato aminotranserase, 212-213, 213, 215-217 utamato sintase, 357-360, 73-374 utamato sintase dependente de erredoxina (Fd-GOGAT), 21213, 215-217, 357-359 utamina gerada no ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 215216 na assimilação de amônio, 357360, 358-359 na seiva do floema, 292-293, 294 rota biossintética, 359-360, 360-361 Glutamina sintase (GS) ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-213, 215-217 na assimilação de amônio, 357360, 358-359, 373-374 Glutamina:2-oxoglutarato aminotransferase (GOGAT), 357-360, 3738-374 Glutationa, 368-369, 369-370, 750-751 Glutationa peroxidase, 750-751, 751-752 Glutationa redutase, 750-751, 751-752 Glycine max. Ver Soja Gnetales, 103-105 Goethe, Wolfgang von, 616-617 GOGAT, 357-360, 373-374 Gorduras reserva de energia, 343-344 triacilgliceróis, 343-344, 346 Gossypium hirsutum. Ver Algodoeiro “Gotas de orvalho” 103-105 Gradiente eletroquímico de prótons síntese mitocondrial de ATP, 332-334 transporte transmembrana em mitocôndria e, 333-334, 335 n0vOA-DS O Dn Gradientes de concentração, difusão e, 87-88 Gradientes de pressão modelo de fluxo de pressão de transporte no floema, 293, 295-296, 298-299 movimento da água pelo xilema e, 106-108 Gradientes de prótons através do tonoplasto, 163-164 força motriz de prótons, 153155 nas mitocôndrias, 24-25 osmorregulação nas células-guarda e, 275 Grama-azul-do-Kentucky (Poa pratensis), 579 Grama-bermuda (Cynodon dactylon), 25-26 Grama-de-búfalo (Buchloe dactyloides), 579 Grama-de-timothy (Phleum pratense), 26-27, 114 Gramíneas células epidérmicas, 561 células-guarda, 113-114, 114 estômatos, 114-115 fixação endofítica de nitrogênio, 362-363 hemiceluloses da parede celular primária, 389-390, 391 ligações de carboidratos-lignina nas paredes celulares, 404-405 movimento foliar para reduzir o excesso de energia luminosa, 254-255 pólen, 628-629 sensibilidade à temperatura da eficiência fotossintética, 257258, 258-259 sideróforos, 370-371, 371-373

Grana ATP-sintase nas, 194 decomposição durante a senescência foliar, 675 nos cloroplastos, 25-26, 26-27, 181-182 nos cromoplastos, 27-28 Grande Fome da Irlanda, 697-698 Grânulos de amido, 232, 233 Grão. Ver Milho Grãos de aleurona, 514-515 Grãos de amido, 275 Grãos de cereais desenvolvimento do endosperma amiláceo, 645-646, 646647 embriões de, 514-516 estrutura dos grãos, 522-523, 523, 643-644 germinação pré-colheita, 517518, 518 mobilização de reservas armazenadas durante a germinação, 522-524, 526-527 Grãos de pólen aderência e hidratação sobre o estigma, 633, 634 estágios de polinização, 633 formação, 625-627, 627-628 na autoincompatibilidade gametofítica, 641-642, 6472-643 paredes celulares, 628-629 Gravitropismo bainha amilífera em caules de eudicotiledôneas, 532-533, 533-534 definição, 528-529 hipótese do amido-estatólito, 530-532 movimento da auxina na raiz e, 532-533 nas raízes, 134-136, 530-533 papel da endocitose e dos canais iônicos no, 22-23 pH e íons cálcio como mensageiros secundários, 532-535 redistribuição lateral de auxina e, 528-530 Grupos fenólicos, na rigidificação da parede, 400-401 Grupos ferro-ferro, 331-332 GSH, 750-751 GT43-sintase, 386 GTPases, 635-636, 637-638 Guanina, 73-74 Gunnera, 361-363 Gutação, 103-105 H H'-ATPases ativação induzida pela luz azul, 463 ATP-sintase e, 149-150 da membrana plasmática, 153154, 161-163 efeitos da fusicoccina nas, 715717 fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-756 força motora de prótons, 153155 nas mitocôndrias, 25-26 no transporte polar de auxina, 488-489 nos cloroplatos, 26-27 pH e expansão da parede celular, 411-412, 528-529 potencial de membrana e, 148150 regulação do movimento estomático pela luz azul, 470-472 vacuolares, 153-154, 162-164 Hº-ATPases na membrana plasmática, 153-154, 161-163 H'-ATPases vacuolares, 153-154, 162-164 Hº-pirofosfatases (H'-PPase), 153-154, 163-164 H'/K'-ATPase, 153-154 Haemophilus influenzae, 149-150 Halófitas, 96-97, 133-134, 735736, 753 Haploides, 2-3, 4, 3-5 Haplótipos S, 641 Hatch, M. D,, 221 Haustório, 727 HDA6 e HDA19, 709-710 835 Índice Hedera helix (hera), 592, 593, 686-687 Helianthus annuus. Ver Girassol eliobactérias, 183, 185 eliotropismo, 249 emes assimilação de ferro e, 371-373 na assimilação de nitrato, 356, 357 no complexo citocromo b, f, 191 Hemiceluloses aprisionamento nas microfibrilas de celulose, 387-388 autoconstrução da parede celular e, 393 definição, 382-383 estruturas, 391 ligação a pectinas, 388-389 nas

paredes celulares primátias, 3989-393, 391 nas paredes celulares secundárias, 389-393, 391, 401-402 orientação nas paredes celulares, 388 Hera (Hedera helix), 592, 593, 686-687 Herança maternal, de genes dos cloroplastos, 197-200 Herança não mendeliana, de genes dos cloroplastos, 197-200 Herança uniparental, 61-62 Herbaspirillum, 362-363 Herbicidas auxinas sintéticas, 417, 422-423 bloqueando a biossíntese de aminoácidos, 359-360 efeito no fluxo fotossintético de elétrons, 193-194 Herbivoria como uma interação biótica, 693 contra defesas vegetais, 697705 Ver também Insetos herbívoros Heterocistos, 361-363 Heterocromatina, 13-14, 51-52 Heterocromatização, 67-68 Heterose, 58-59, 642-643 Heterostilia, 639-641 Hevea brasiliensis (seringueira), 702 Hexoquinase, 236, 237, 320, 321324, 326 Hexose fosfato isomerase, 227, 320, 325 Hexoses estrutura conformacional, 382383 na glicólise, 320, 319, 321-324, 326 sequestro nos vacúolos, 292293 Ver também Frutose; Glicose Hexoses fosfato interconversão, 238-239 na glicólise, 318, 320, 321-322 regulação do pool citosólico pela frutose-2,6-bifosfato, 239 Hibridização in situ, 73-74 Hidatódios, 103-105, 570-573

836 Índice Hidrofilinas, 752 Hidrogênio níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 produção durante a fixação de nitrogênio, 366-368 Hidrolases, 720 Hidrólise do ATP no transporte ativo, 144 no transporte primário ativo, 151-152 transporte eletrogênico de íons e, 148-150 Hidrólise mediada pela lipase, de triacilgliceróis, 349-351 2-hidroperóxi-3-cetoarabinitol-1,5-bifosfato, 207 Hidroperóxido liase (HPL), 714 Hidroponia, 122-123, 123-124 3-hidroxiequinenona, 280 Hidroxinitrila, 705 Hidroxipiruvato, 212-213, 214, 213, 215 Hidroxipiruvato redutase, 212213, 216-217 Hifas de ectomicorrizas, 139-140 de micorrizas arbusculares, 138-139, 139 Hifas enoveladas (arbúsculos), 138-139, 139 Hill, Robert 177-179 Hiperacidificação, do suco vacuolar, 163-164 Hiperacumulação, 753-754 Hipocótilo crescimento induzido por auxina, 524, 526-528 do embrião de angiospermas, 514-515, 515-516 formação durante a embriogênese, 482, 483 indução da expansão celular lateral pelo etileno, 539-540 inibição do alongamento pelos fotorreceptores do azul e do vermelho, 466-467 supressão da fotomorfogênese no escuro, 537-538 Hipófise, 482 Hipótese amido-açúcar, do movimento estomático, 273, 275 Hipótese da defesa ótima, 705 Hipótese de crescimento em mulirrede, 393-395 Hipótese do crescimento ácido, 396-400, 411-412, 528-529 Hipótese do relógio do fotoperiodismo, 599-600, 601 Ver também Relógio circadiano Hipótese-guarda, 718-719 Hipótese mecânica, do crescimento do tubo polínico, 637-638 Hipótese quimiotrópica, do crescimento do tubo polínico, 637-638 Hipótese/mecanismo quimiosmótico desacopladores e, 333-334 + fotofosforilação e, 193-195 princípio básico de, 194 significância de, 193-194 síntese de ATP mitocondrial, 332-334 ipoxia desenvolvimento de aerênquima em resposta à, 748-751 fermentação e, 322-323 istamina, 699 istidina quinase ATHKI, 740741 istogênese, 480-481 istona metiltransferase, 66 istonas modificações epigenéticas, 65, 67-68 (ver também Metilação de histonas) na cromatina, 13-14, 14-15 istonas acetiltransferase HATs), 65, 67, 66 istonas desacetilase (HDAC), 65, 709-710, 715-717 oagland, Dennis R., 123-124 Holcus lanatus (capim-lanudo), 733-734 omogalacturonano (HG), 388, 388-390, 393 omólogo D da oxidase da queima respiratória (RBOHD), 743744, 744-745 omólogos da oxidase da queima respiratória (RBOHs), 413-415 ooke, Robert, 1 Hordeum vulgare. Ver Cevada ormônios

como mensageiros químicos, 413-416 como metabólitos primários, 699-700 desenvovimento vegetal e, 413-421 estrutura, 415-416 interações na regulação das respostas aos estresses abióticos, 744-747 na indução de respostas de defesa à herbivoria por insetos, 709-710, 712 na indução do florescimento, 609-610, 612 na seiva do floema, 292-293 no desenvolvimento do saco embrionário, 631-632 regulação da senescência foliar, 680-684 regulação das relações fonte-dreno, 312-313 regulação do crescimento secundário, 585-587 sinalização autócrina e parácrina, 428-429, 431 transporte no floema, 312-313 Ver também hormônios individuais ormônios de lesão, 714 ormônios endócrinos, 428-429 Hyoscyamus niger (meimendronegro), 608-609 | Idade do desenvolvimento, 671673 Ideal térmico fotossintético, 256-257 Idioblastos, 41-42, 699 Tita, 131-132, 132-133 Impatiens, 357-358 Importação de açúcares para os drenos, 305-308 transição do dreno para a fonte nas folhas, 307-309 Imunidade imunidade desencadeada pelo efetor, 718-719 imunidade desencadeada por MAMP, 717-718 imunidade inata, 710-712 rota do RNAi, 71-72 Ver também Imunidade vegetal sistêmica Imunidade desencadeada pelo efetor, 718-719 Imunidade desencadeada por MAMEP,717-718 Imunidade inata, 710-712. Imunidade vegetal sistêmica induzida pelo dano dos herbívoros, 710, 712-711 resistência sistêmica adquirida, 721-724 resistência sistêmica induzida, 723-725 tipos de, 715 Ver também Imunidade Índice de produção (harvest index), 309-310 Indol-3-piruvato, 420-421, 422423 Indução fotoperiódica, 599 Ingenhousz, Jan, 175-176 Inibidores CDK, 37, 39 Inibidores da a-amilase, 710, 712 Inibidores de proteinase, 710, 712-711 Iniciais crescimento indeterminado e, 495-497 mecanismos de manutenção de meristemas, 508-509 origem dos tecidos da raiz, 497500 tecidos da parte aérea derivados das, 502-503, 505 Iniciais apicais. Ver Iniciais Iniciais corticais-endodérmicas, 498-500 Iniciais da coifa e células epidérmicas laterais, 498-499 Iniciais da columela, 498-499 Iniciais do estelo, 499-500 Inimigos naturais, 712-714 Injectissoma, 718 Inositol-1,4,5-trisfosfato (IP,), 348-349, 413-415 Inserção cotraducional, 15, 17-20 Inserção pós-transcricional, de proteínas, 15, 17 Insetos herbívoros coevolução planta-inseto e, 697-698, 715 evolução de mecanismos para opor-se às defesas vegetais, 715 proteínas antidigestivas das plantas, 710, 712 respostas de defesa induzidas contra, 705-715 (ver também Respostas de defesa induzidas) tipos principais, 706-707 Insetos mastigadores, 706-707

Instabilidade dinâmica, de microtúbulos, 29, 31-34 Intensidade do dreno, 311-312 Intensificadores (enhancers), 6465, 65,67 Interações agonísticas, 441, 443 Interações antagonísticas, 441, 443 Interações benéficas entre plantas e microrganismos, 695, 697-698 Interações bióticas defesas vegetais contra outros organismos, 724-727 defesas vegetais contra patógenos, 715-725 interações benéficas entre plantas e microrganismos, 695, 697-698 interações prejudiciais entre plantas, patógenos e herbívoros, 697-705 respostas de defesa induzidas contra insetos herbívoros, 705-715 tipos de, 693 visão geral, 693-695, 697 Interações prejudiciais, entre plantas, patógenos e herbívoros, 697-705 Interfase, 35-36 Intina, 628-629 Inundação desenvolvimento de aerênquima em resposta à, 748-751 fermentação e, 322-323 impacto nas plantas, 734-735, 736-737, 759-760 Invertase, 306-307, 320, 319, 321-323 Invertase ácida, 311-312 Íons movimento pelos canais, 150152, 152-153 níveis de concentração nos tecidos da raiz de ervilha, 147148, 148-149 no ajuste osmótico, 748-750 potenciais de difusão, 146 potencial de membrana e, 146148 (ver também Potencial de membrana) regulação dos fluxos iônicos pelo fitocromo, 459-461 transporte através de membranas, 144-150 transporte nas raízes, 163-166

transporte por carregadores, 151-152 Íons cloreto concentração nos tecidos da raiz da ervilha, 147-148, 148149 na osmorregulação das células-guarda, 273, 275-276 na seiva do floema, 291-292 na solução do solo, 132-133 no estresse pela salinidade, 735-736 no fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-755, 755756 oxidação da água na fotossíntesee, 189 Íons magnésio assimilação, 370-371 carregamento do xilema na raiz, 165-166 concentração em tecidos da raiz de ervilha, 147-148, 148149 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131, 133-134 efeito na atividade da piruvato desidrogenase, 338 imitação fisiológica pelo cádmio, 736-737 ligações de valência coordenada com clorofila a, 370, 370371 mobilidade dentro da planta, 124-125 na modulação de enzimas do ciclo de Calvin-Benson, 210211 na regulação da rubisco, 208210 na seiva do floema, 291-292 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 127-128 Íons manganês aplicação foliar, 131-132 cofator na oxidação da água na fotossíntese, 189 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131, 133-134 efeito na atividade de piruvato desidrogenase, 338 estados S, 189 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 128-129 Íons metálicos espécies reativas de oxigênio e, 160-161 toxicidade dos metais pesados, 133-134 transportadores, 160-161 Ver também Estresse por metais pesados Íons metaloides, 160-161 Íons potássio absorção pelas raízes, 136-137 adsorção de partículas do solo carregadas negativamente, 132-133 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131, 133-134 ligação elestrotática, 370-371 mecanismos de transporte de membrana, 155-157, 156 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 na osmorregulação das células-guarda, 273, 275-276 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 no citosol e no vacúolo, 148-149 no fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-755, 755756 nos fertilizantes, 130-131 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 127-128 resposta imunológica desecadeada pelo MAMP e, 717 Íons sódio concentração nos tecidos das raízes de ervilha, 147-148, 148149 mecanismos de transporte de membrana, 155-157, 156 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 no citosol e no vacúolo, 148-149 no estresse pela salinidade, 735-736 papel bioquímico e

funções fisiológicas, 121-122, 128-129 sequestro pelas plantas em condições salinas, 159-160 Íons sulfato baixa mobilidade nos solos, 132-133 concentração nos tecidos da raiz da ervilha, 147-148, 148149 efeitos do pH do solo nos, 133134 energia consumida na assimilação, 353 na assimilação de enxofre, 368370 Íons tóxicos. Ver Toxicidade iônica IQD1, 707-708 Iris sibirica, 565 Irradiância, 246-247, 449--452 Irrigação produtividade de grãos em função da, 83-84 salinização e, 133-134 Isoamilases, 233, 237 Isocitrato desidrogenase, 328 Isocitrato liase, 350-351 Isoenzimas, 326-327 Isoflavonoides, 721 Isopentenil transferase, 745-746, 747 Isopentenildifosfato (IPP), 427 Isopreno, 702 Isotiocianatos, 704 Isozimas dessaturases, 346 ISR. Ver Resistência sistêmica induzida J Jagendorf, André, 194 Jasmim-da-noite (Cestrum nocturnum), 598-599 JKD, fator de transcrição dedo de zinco, 544-545, 545-546 Joaninha-mexicana-do-feijão (Epilachna varivestis), 724-725 Joio (Lolium temulentum), 602-605 Jorgensen, Richard, 71-72 Joule (]), 84-85 Junco-de-marisma (Scirpus maritimus), 748-750 Junco-gigante (Schoenoplectus lacustris), 748-750 Juncos de polimento (scouring rushes), 125-127 Juvenilidade, 592-593 K Kalanchoê, 230-231, 518-520, 598-599 Karpilov, Y. 221 Katanina, 32-33, 33-34 Keeling, €. David, 258-259 Kirkby, Ernest, 121-122 Klebsiella, 361-362 Knop, Wilhelm, 122-123 Koeleria cristata (capim-de-junho), 579 Kortschack, H. P., 221 Krebs, Hans A., 326-327 Kuhnia eupatorioides (falso-eupatório), 579 Kurosawa, Eichi, 417 L Labaça-crespa (Rumex crispus), 518-520 Lacases, 403-404 Lactato, 320, 319, 321, 759-760 Lactato desidrogenase, 320, 322323, 759-760 Lactuca sativa. Ver Alface Lagarta-da-beterraba (Spodoptera exigua), 706-707 Lagarta-da-couve (Trichoplusia ni), 714, 715 Lagarta da folha do tabaco (Manduca sexta), 708-709 Lamela média, 10-11, 382, 388, 401-402 Lamela média composta, 10-11 Lamelas estromais ATP-sintase e, 194 definição, 180 desenvolvimento, 27-28 estrutura e função 25-26, 26-27 Lamelas granais, 180-182, 182-183 Lâmina, 553 Lâmina foliar, 3-5 Lariços, 137-138 Larrea tridentata, 260, 686-687 Látex, 701-703 Laticíferos, 42-43, 701-703 837 Índice Laticíferos articulados, 42-43, 702 Laticíferos não articulados, 4243, 702 Lavatera, 249 Lectinas, 710, 712 Leg-hemoglobinas, 362-364 Leguminosas dormência da semente imposta pela casca, 516-517 exportadores de amida e exportadores de ureída, 367-368 fixação de nitrogênio, 361-362, 360-368 receptores dos fatores Nod e nodulação, 695, 697, 696

Leguminosas (Fabaceae), 360361, 721 Lei da reciprocidade, 458 Lei de Planck, 172-173 Lemna, 254-255 Lenho (madeira) efeito dos fatores ambientais nas propriedades do, 587-588 respostas ao estresse mecânico, 408 Lenho de compressão, 408 Lenho de reação, 408, 587-588 Lenho de tensão, 408, 586-588 Lens, 367-368 Lentilha, 367-368 Lentilha-d'água, 2954-255 Leptoteno, 55, 56 Leucoplastos, 25-27 Lianas, 585-586 Liatris cylindracea, 579 Licopeno, 27-28, 657-658 Ligações de hidrogênio, 83-87 Ligações de valência coordenada, 370-371 Ligações eletrostáticas, 370-371 Ligações não covalentes, 370-371 Lignificação, 391-393, 402-405 Lignina estrutura e síntese, 4072-404 ligação covalente aos polissacarídeos de parede, 404-405 na estria de Caspary, 102-103, 403-405 na resposta hipersensível, 720 nas paredes celulares secundárias, 382, 401-405 polimerização durante a lignificação, 403-405 Limbo definido, 553 fatores determinantes do crescimento, 5358-560 Limite de exclusão por tamanho (SEL), 5, 8, 314-315 Limite de temperatura baixa, 753-755 Limite G,/M, 36-37 Limoeiro, 698-699 Limoneno, 701-702 Linamarina, 705 Linária (Linaria vulgaris), 620, 621 Linaria vulgaris (linária), 620, 621 Linha germinativa, 70-72 Linnaeus, Carl, 620 Linum perenne, 566

838 Índice Lipídeos biossíntese de ácidos graxos, 344, 346 biossíntese de glicerolipídeos, 346-349 como mensageiros secundários, 413-415, 415 conversão de lipídeos de reserva em carboidratos, nas sementes em germinação, 348-351, 522-523 definição, 343-344 efeitos no funcionamento de membranas, 348-349 glicerolipídeos polares, 343346, 344, 346 na hidratação do pólen, 634 na sinalização de longo espectro, 348-349 nas membranas, 10-11, 13, 327 reserva de energia e, 343-344 triacilgliceróis, 343-344, 346 Lipídeos de membrana alteração em resposta ao estresse abiótico, 752-753 efeitos nas funções da membrana, 348-349 glicerolipideos polares, 343346, 344, 346 Lipoxigenase, 660-661 Lírio vodu, 336-337 Liriodendron tulipifera (tulipeira), 341-343 Lisina, 66, 359-360, 360-361 Lisofosfolipídeos, 413-415 Litocistos, 561 Lixiviação de fertilizantes, 119-121 de nutrientes minerais, 129-131 Lixiviação do nitrato, 354 Lloyd, F. E., 273, 275 Lóculo, 627, 628 Locus da autoincompatibilidade (S), 640-642 Lolium temulentum (joio), 602-605 Lomátia-de-king, 686-687 Lomatia tasmanica, 686-687 Longevidade da planta, 686-687 Longevidade da semente, 652, 654-655, 657 Longifoleno, 701-702, 702 Lorimer, George, 208-209 Lotoaustralina, 705 Lótus indiano ou asiático. Ver Nelumbo nucifera Lotus japonicus, 695, 697 Lume, dos tilacoides, 181-182 Lupinus, 249 L. albus, 132-133, 357-358 L. succulentus, 249 LUREs, 638 Luz absorção e emissão pelas moléculas, 173, 175-176 absorção pelos pigmentos fotossintéticos, 175-176 controle da construção de enzimas dos cloroplastos em complexos supramoleculares, 210-211, 211-212 densidade de fluxo de fotônico fotossintético, 247 efeito da fotossíntese na folha intacta, 250-256 efeitos do ângulo e do movimento foliar na absorção, 249 eficiência da conversão fotossintética em energia química, 177-178 emergência dos primórdios foliares e, 554-555 espectro eletromagnético, 172173,175 fluxos iônicos acionados pela luz na modulação de enzimas do ciclo de Calvin-Benson, 210-211 fotomorfogênese e, 537-538 irradiância, 246-247 maximização da absorção pela anatomia foliar e estrutura do dossel, 247-248 propriedades das partículas e das ondas, 172-173 quebra da dormência da semente, 518-520 regulação de enzimas da fotossíntese C, 224-225 regulação do ciclo de Calvin-Benson, 209-211 velocidade da, 172-173 Ver também Energia/radiação solar Luz de intensidade alta. Ver

Estresse luminoso Luz solar. Ver Energia/radiação solar Luz verde, abertura estomática estimulada pela inversão da luz azul, 278-280 Luz vermelha abertura do gancho plumular da plântula e, 539 controle do florescimento pelo fitocromo e, 602-605 fitocromo e, 452-454, 454-455, 459-460 fotossistema Il e, 178-179, 180 respostas fotorreversíveis, 452453 Ver também Razão R:FR Luz vermelho-distante absorção por fitocromo, 452 controle do florescimento pelo fitocromo e, 602-605 fitocromo A e, 459-460 fotossistema Ie, 178-179, 180 respostas fotorreversíveis, 452453 supressão da abertura do gancho plumular, 539 Ver também Razão R:FR Lycopodium, 545-546 L. complanatum, 686-687 M Macadamia, 132-133 M. integrifolia, 138-139 Macieira (Malus domestica) carregamento do floema, 304 comprimento do período juvenil, 593 controle do amadurecimento, 661-662 resfriamento para liberar as sementes da dormência, 518520, 520 Macroautofagia, 668-669 Macronutrientes definição, 121-122 na solução de Hoagland modificada, 124 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 nos fertilizantes, 130-131 Magnésio de-quelatase, 199 Malato ciclo do ácido cítrico, 328, 328329 descarboxilação oxidativa, 328329, 330-331 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-755, 755-756 na assimilação de nitrato pela folha, 374 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 349-351 na fotossíntese C,, 221-222, 224 na osmorregulação das células-guarda, 273, 275 produto final alternativo da glicólise, 320, 319, 321-323 transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334, 335 Malato desidrogenase ciclo do ácido cítrico, 328, 328329 ciclo do glioxilato, 349-350, 350-351 no metabolismo da PEP, 320, 322-323 Malato sintase, 219-221, 350-351 Malonil-Coa, 346, 347 Maltase, 522-523 Maltopentaose, 237 Maltose, 236, 237 Maltotriose, 236, 237 Malus domestica. Ver Macieira 292, 321-322, 514-515, 515-516 Mamona, 321-322 Manano, 382 Manchas de sol, 248-249 Manchas necróticas deficiência de cloro, 127-128 deficiência de cobre, 128-129 deficiência de fósforo, 125-127 deficiência de potássio, 127-128 Mandioca (Manihot esculenta), 704, 705 Manduca sexta (lagarta da folha do tabaco), 708-709 Mangroves, 516-518 Mangue-vermelho (Rhizophora mangle), 516-518 Manihot esculenta (mandioca), 704, 705 Manitol, 292-293, 294 Manose, 294, 382-383 Manta, 139 Manto-de-senhora, 103-105 Mãos,

661-662 MAP-q 411-412 MAP-qg PP2K) MAP-q (MAP MAP-q 440 Margo, Margu uinase (MAPK), 410-411, uinase-quinase (MA, 410-411, 411-412 uinase-quinase-quinase 3K), 410-411, 411-412 uinases- fosfatases, 439103-105, 105-106 is, Lynn, 61-62 Mariposas, 712-713 Massa oliar total da árvore, 690 Matrixulos, 28-29 “Matriz de estresses”, 739-740 Matriz extracelular, do trato Mamona (Ricinus communis), 291transmissor, 637-638 Matriz mitocondrial ciclo do ácido cítrico, 328-328329, 330-331 descrição da, 24-25, 327 Maturação das sementes, 513, 652-655, 657 Mecanismos de resposta ao estresse ajuste osmótico ao solo seco, 748-750 alteração dos lipídeos de membrana, 752-753 antioxidantes e rotas de inatição das EROs, 750-752 chaperonas moleculares e aneparos moleculares, 751-752 desenvolvimento de aerênquima em resposta à hipoxia, 748-751 fechamento estomíático induzido pelo ABA, 472-473, 735736, 7594-757 mudanças metabólicas das plantas, 759-760 oxidase alternativa e, 336-337 plasticidade fenotípica nos, 756-758 proteínas crioprotetoras e anticongelamento, 753-755 rotas de sinalização, 740-747 sensores de estresse de ação precoce, 740-741 tolerância interna de íons de metais pesados por meio de fitoquelatinas e queladores, 753-754 tolerância interna e exclusão de íons tóxicos, 753-754 visão geral, 739-741 Mecanismos dependentes da linhagem, 483-485 Mecanismos dependentes da posição, na embriogênese, 483-485, 499-500, 502-503, 505 Mecanismos sensores de estresse, 739-740

Medicago, 699 M. sativa (ver Alfafa) M. truncatula, 652-655 Medicarpina, 721 Medula, 6, 9, 583 Megagametófitos. Ver Gametófito feminino Megapascais (MPa), 85-86, 86-87 Megasporócitos, 625-627 Megásporos formação, 56 nos ciclos de vida das plantas, 4,3-5 produtos dos 625-627 Megastróbilos, 3-5 Meia unidade de membrana (monocamada fosfolipídica), 22-24 Meimendro-negro (Hyoscyamus niger), 608-609 Meiose definição, 2-3 descrição da, 53-56 na microsporogênese, 627, 628 nos ciclos de vida das plantas, 2-3,4,3-5 Melão (Cucumis melo), 303, 660661 Melhoramento modificação genética de culturas vegetais, 76-78 técnicas clássicas, 76-77 Membrana mitocondrial externa, 327 Membrana mitocondrial interna ciclo do ácido cítrico, 328-329 descrição da, 327 gradiente eletroquímico de prótons e transporte transmembrana, 333-334, 335 transporte de elétrons e síntese de ATP, 328-340 (ver também Transporte mitocondrial de elétrons) Membrana plasmática associação com o retículo endoplasmático, 18-19 ativação, pela luz azul, de bombas de prótons nas células-guarda, 271-273, 275 complexos de celulose sintase, 385-386 Hº-ATPases, 153-154, 161-163 nas células vegetais, 3-5, 7, 101 proteínas de transporte em membranas, 155-164 (ver também Proteínas de transporte em membranas) reciclagem de membranas, 2123 Membranas anteparos moleculares, 752 assimetria das, 17-19 condutividade hidráulica, 9496 de cloroplastos, 24-26 efeitos de lipídeos na função da membrana, 348-349 fatores que afetam a fluidez, 11, 13, 733-735 funções biológicas, 9-10 lipídeos estruturais, 344, 346, 345 meia unidade de membrana, 22-24 modelo do mosaico fluido de bicamadas fosfolipídicas, 9-11, 13 permeabilidade seletiva e osmose, 87-89 tráfego vesicular ao longo de rotas secretoras e endocitóticas, 20-23 transporte de íons através de, 144-150 Membranas biológicas funções das, 9-10 modelo do mosaico fluido, 9-11, 13 Ver também Membranas Membranas de pontoação, 103107, 109-110 Membranas seletivamente permeáveis, 87-89 Membranas semipermeáveis, 144 Memória, de mecanismos de resposta ao estresse, 759-760 Mengel, Konrad, 121-122 Mensageiros secundários definição, 407 espécies reativas de oxigênio, 413-415 íons cálcio, 410-412, 413 mudanças no pH citosólico ou na parede celular, 411-413 na percepção da gravidade, 532-535 Meristema apical da raiz (MAR) auxina na formação e na manutenção do, 499-501 células iniciais e a origem dos tecidos da

raiz, 497-500 citocinina e, 500-501, 501 crescimento da raiz e, 496-498 crescimento indeterminado, 495-497 definição, 495-496 formação durante a embriogênese, 482, 483 no ápice da raiz, 6 promoção de iniciais pelo WOX5, 508-509 sinalização direcional na determinação celular, 499-500 zonas de desenvolvimento, 497-498 Meristema apical do caule (MAC), 6 crescimento indeterminado, 495-497 definição, 495-496 estabelecimento da polaridade foliar adaxial-abaxial, 554-556 estrutura, 554-555 expressão coordenada dos fatores de transcrição na formação do, 502-503, 505-506 formação durante a embriogênese, 480-483, 481-482 genes do homeodomínio da classe KNOX e a manutenção de iniciais, 506-507 iniciação e desenvolvimento dos primórdios foliares, 507508, 554-555 iniciação e desenvolvimento dos traços foliares, 566-569 interações positivas e negativas determinantes do tamanho do meristema, 505-507 padronização dependente da auxina, 502-503, 504, 505-506 processo de regulação da duração, 687-690 promoção de iniciais pelo WUS, 508-509 ecidos derivados das iniciais apicais, 502-503, 505 ransição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo, 612-618, 614 vernalização e a competência para a flor, 605-607 visão geral, 500-501 zonas e camadas, 502 Meristema das raízes laterais (periciclo), 6, 9-10 Meristema de espessamento primário, 583-585 Meristema fundamental, 569 Meristema limítrofe, 559-560 Meristema nodular, 366 Meristema primário da inflorescência, 612-613 Meristema secundário da inflorescência, 612-613 Meristemas crescimento vegetal e,5,8-10 definição, 495-496 estratégias de crescimento indeterminado, 495-497 mecanismos de manutenção das iniciais e, 508-509 tipos de, 495-496 Ver também tipos de meristemas individuais Meristemas apicais estabelecimento durante a embriogênese, 479 localização e função, 5, 8 Ver também Meristema apical da raiz; Meristema apical do caule Meristemas axilares iniciação, 573-574 no desenvolvimento vegetativo, 572-574 no fitômero, 572-573 Meristemas da inflorescência, 612-618, 614 Meristemas florais iniciação dos órgãos florais nos verticilos, 612-613, 614 no desenvolvimento reprodutivo, 480-481 regulação pelos genes da identidade dos meristemas florais, 614-616 transição para, 612-613, 614 839 Índice Meristemas intercalares, 495-496 Meristemas marginais, 495-496 Meristemoides, 495-496, 562 Mesembryanthemum crystallinum erva-de-gelo, planta-de-gelo 230-231, 277 Mesocarpo, 656 Mesocótilo, 515-516 Mesofilo

descrição do, 39-42 desdiferenciação na xilogênese, 543-544 difusão da luz na interface e, 248 em plantas CAM, 225, 228-230 movimento da água pelas folhas e, 110-111 na anatomia foliar, 6, 9 na fotossíntese, 171-173 na fotossíntese Cy 222, 223, 224-225, 228-229 resistência hidráulica foliar e, 111-112 teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva e, 107-109 Mesofilo em paliçada, 39-42 Mesorhizobium, 360-361, 361-362 Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) adaptação metabólica aos ambientes áridos, 759-760 assimilação fotossintética líquida de CO,, evaporação da água e condutância estomática, 262 descrição do, 225, 228-230 efeitos do dióxido de carbono na fotossíntese, 261-262 facultativo, 759-760 razão da transpiração, 116-117 razão entre isótopos de carbono, 266-267 regulação da PEPCase, 230-231 versatilidade em resposta aos estímulos ambientais, 230-231 Metabolismo ácido das crassuláceas constitutivo, 229-230 Metabolismo ácido das crassuláceas facultativo, 229-230, 759-760 Metabolismo do nitrogênio fotorrespiração, 215-219 ligado ao metabolismo do carbono por asparagina e glutamina, 359-360 Metabólitos primários, 699-700 Metabólitos secundários alelopáticos, 725-726 armazenagem de compostos tóxicos como conjugados não tóxicos de açúcares hidrossolúveis, 702-705 armazenagem de compostos tóxicos em estruturas especializadas, 701-703 definição, 699-700 níveis de tecidos jovens versus tecidos mais velhos, 705 Metabolômica, 74-75 Metáfase (mitose), 36-37, 39, 38

840 Índice Metáfase I e II (meiose), 55, 56 Metafloema, 542-543 Metaloproteases, 667-668 Metano, 262 Metaxilema, 542-543 Methanococcus, 361-362. Metilação da citosina, 65, 67-68 Metilação de histonas impressão gênica no desenvolvimento do endosperma, 647649 modificação epigenética da atividade gênica, 65, 67-68 regulação de transpósons e, 52-54 rota do RNAie, 70-71 Ver também Metilação do DNA; Metilação genômica Metilação do DNA durante o amadurecimento do fruto, 660-662. impressão gênica no desenvolvimento do endosperma, 647649 modificação epigenética da atividade gênica, 65, 67-68 regulação de transpósons e, 52-54 respostas ao estresse abiótico, 744-745, 745-746 rota do RNAie, 70-71 Ver também Metilação genômica; Metilação de histonas Metilação genômica cossupressão, 71-72 impressão gênica no desenvolvimento do endosperma, 647649 modificação epigenética da atividade gênica, 65, 67-68 regulação de transpósons e, 52-54 rota do RNAie, 70-71 Ver também Metilação do DNA; Metilação de histonas Metilação. Ver Metilação do DNA; Metilação genômica; Metilação de histonas 2-metilbutanal e 3-metilbutanal, 658-659 3-metilbutanol, 658-659 Metilenotetra-hidrofolato, 213, 215, 218-219 7-metilguanilato, 63-64 Metiljasmonato, 701-702 Metilsalicilato, 658-659, 721-722 5,10-metiltetra-hidrofolato (MTHF), 463-464 Metiltransferases, 65, 67 Metionina, 359-360, 360-361, 369-370, 423, 426 Método do bloco de ágar doador-receptor, 529-530 Micélio de ectomicorriza, 139-139-140 de micorriza arbuscular, 138139, 139 Micro-RNAs (miRNAs) controle das mudanças de fases, 594-595 expressão dos genes HD-ZIP e, 558-559 miR156, 594-595 miR166, 558-559 miR172, 594-595 miR399, 581-582 na resposta ao estresse abiótico, 744-745 rota RNAi da expressão gênica, 67-71 Microautofagia, 668-669 Micróbios do solo, efeitos do pH nos, 132-134 Microcorpos, 23-25 Microfibrilas de celulose efeitos do etileno na orientação durante a expansão celular lateral, 539 estrutura e síntese, 384-388 expansinas e, 399-400 nas paredes celulares primárias, 391-393 nas paredes das células-guarda, 114-115 no xilema em desenvolvimento, 44, 46, 46-47 orientação aos microtúbulos corticais, 33-34, 395-396 relaxamento do estresse e, 396397 Microfilamentos estrutura, 28-29 extremidade mais e extremidade menos, 30, 29,31 no xilema em desenvolvimento, 46-47, 47-48 polimerização-despolimerização, 30, 29,31 proteínas motoras,

33-35 Microfilamentos corticais de actina, 10-11 Microgametófitos. Ver Gametófito masculino Microgametogênese, 627-628 Micronutrientes definição, 121-122 na solução de Hoagland modificada, 124 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 Micrópila desenvolvimento da, 630, 631 entrada do tubo polínico na fecundação, 633, 638-640 Microplitis croceipes, 712-713 Microrganismos, interações benéficas entre plantas e microrganismos, 695, 697-698 Microsporângios, 625-627 Micrósporo polarizado, 628 Microsporócitos, 625-627, 627, 628 Microsporogênese, 627-628 Micrósporos formação dos, 56, 627-628 nos ciclos de vida das plantas, 4,3-5 produtos dos, 625-627 Microstróbilos, 3-5 Microtúbulos colocalização com celulose sintase nos elementos de vaso, 46-47, 47-48 esteira rolante, 29, 31, 32-33 estrutura, 28-29 extremidade mais e extremidade menos, 30, 29, 31, 32-33 instabilidade dinâmica, 29, 3133 no ciclo celular, 35-36, 36-37, 39 orientação das microfibrilas de celulose, 33-34, 395-396 pro eínas motoras, 33-35 Microtúbulos astrais, 35-36 Microtúbulos corticais, 10-11 esteira rolante (treadmilling), 32-33, 33-34 orientação das microfibrilas de celulose, 33-34, 395-396 Microtúbulos do cinetocoro, 35-36 Microtúbulos do fuso, 36-37 Microtúbulos polares, 35-36 Milho (Zea mays) absorção de amônio pelas raízes, 136-137 aerênquima induzido, 748-750, 750-751 análise da razão entre isótopos de carbono, 265-267 asparagina sintetase, 359-360 benzoxazinoides, 704 células buliformes, 561 células-guarda, 113-114 comparado ao teosinto, 576577 compostos voláteis induzidos pela herbivoria, 712-713 diferenciação da camada de aleurona, 648-649, 650-651 efeitos da giberelina no, 417418 efeitos de nutrientes nos níveis de citocinina, 683 flores estaminadas e pistiladas, 3-5 melhoramento genético clássico na produção, 76-77 mesocótilo, 515-516 mutantes viviparous e germinação precoce, 517-518, 518 nitrato e outros compostos nitrogenados na seiva do xilema, 3957-358 plântulas cultivadas na luz e no escuro, 537 reduzindo a evitação da sombra, 542, 542-543 resposta aos voláteis de folhas verdes, 714 resposta metabólica à concentração baixa de oxigênio, 322323 semente endospérmica, 154155 sistema de raízes, 580 volume de espaços de ar das folhas, 111-112 Mimosa, 699-700 M. pudica, 408, 429, 431, 699700 Mimulus cardinalis, 291 Mineralização de fertilizantes orgânicos, 130131 definição, 130-131 no ciclo biogeoquímico do nitrogênio, 354 Minifragmoplastos, 644-645, 645-646 Miosinas, 33-35 miR156,

594-595 miR166, 558-559 miR172, 594-595 miR399, 581-582 miRNAs. Ver Micro-RNAs Mirosinase, 702-704 Mirtilo (Vaccinium), 657-658, 714 Miscanthus, 225, 228-229, 361-362. Mitchell, Peter, 193-194 Mitocôndrias, 10-11 associação com o retículo endoplasmático, 18-19 ciclo do ácido cítrico, 326-329, 330-331 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 214, 213, 215, 218219 estrutura e função, 24-25, 2526,327 fissão, 28-29 fosforilação oxidativa, 328-340 fusão, 24-25 gradiente eletroquímico de prótons e transporte transmembrana, 333-334, 335 integração às rotas metabólicas celulares, 338-340 interações metabólicas com o citosol, 338 movimento de, 28-29 mudanças durante a germinação da semente e o desenvolvimento da planta, 24-25 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 348-351, 349350 nas células do mesofilo, 40-41, 41-42 no floema, 45, 44, 46 origens endossimbióticas, 200 translocação comparada de prótons em cloroplastos, mitocôndrias e bactérias purpúreas, 195-196 Mitose condensação dos cromossomos, 13-14 definição, 2-3 eventos da, 37, 39 mitose Te Il do pólen, 628 no ciclo celular, 35-37 nos ciclos de vida das plantas, 2-5,4 “Mock orange”, 671-673 Modelo ABC, de identidade dos órgãos florais, 616-619

Modelo ABCE, 618-620 Modelo de alternância, 454, 454455 Modelo de aprisionamento de polímeros, do carregamento do floema, 303-306 Modelo de canalização, 568-569 Ver também Canalização da auxina Modelo de Cholodny-Went da redistribuição lateral da auxina, 528-530, 535-536 Modelo de degradação de RNAse, da autoincompatibilidade gametofítica, 641-642, 642-643 Modelo de fluxo de pressão em gimnospermas, 298-300 evidência do, 296-297 gradientes de pressão no, 293, 295-296, 298-299 modelos alternativos, 298-299 necessidade de energia para, 296-298 poros da placa crivada, 298 predições do, 296-297 visão geral, 293, 295-296 Modelo de revezamento, do transporte no floema, 298-299 Modelo do circuito de refluxo da auxina, 532-533 Modelo do mosaico fluido, de membranas biológicas, 9-11, 13 Modelo múltiplo de alta pressão, de transporte no floema, 298-299 Modelo quaternário, 618-620 Modelo “sítio preferencial” (hot spot), de paredes celulares primárias, 400-401 Modificações epigenéticas expressão de genes impressos no desenvolvimento do endosperma, 646-649 metilação e acetilação na regulação gênica, 65, 67-68 nas respostas aos estresses abióticos, 744-745, 745-746 no amadurecimento de frutos, 660-662 reinício pela rota do RNAi, 7072 vernalização e, 606-607 Módulo elástico volumétrico, 92-95 Módulos de MAPK, 743 Mohl, Hugo von, 269-270 Moléculas anfipáticas, 10-11, 344, 346 Molibdênio efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 na assimilação de nitrato, 356, 357 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 128-129 Monocamada fosfolipídica, 22-24 Monocotiledôneas, 1-2 meristema de espessamento primário, 583-585 na evolução vegetal, 2-3 necrose pela deficiência de potássio, 127-128 sistemas de raízes, 134-136, 580 Monodesidroascorbato redutase, 750-751, 751-752 Monofosfato de adenosina (AMP), 222, 224 Monogalactosildiacilglicerol, 12, 345, 346, 347 Monolignóis, 402-404 Monossomias, 60-61 Monoterpenos monocíclicos, 701702, 702 Monotorpenos bicíclicos, 701702, 702 Montmorilonita, 131-132, 132-133 Morfina, 702-703 Morfogênese, 480-481 Ver também Fotomorfogênese Morfógenos, 486-487 Mortos, 639-640 Morte celular programada (MCP) autofagia, 668-671 definição, 665 desencadeada pelo estresse abiótico, 736-738 na esterilidade masculina citoplasmática, 334, 336

senescência e, 665-666, 671678 tipos de, 667-669 visão geral, 665-668 Morte celular programada do tipo resposta hipersensível (do tipo HR), 667-669 Morte celular programada do tipo vacuolar, 667-668, 673, 675 Morus (amoreira), 702 Mosaicismo genético, 687-688 Moscas parasíticas, 702-703 Mostarda (Eruca), 537 Mostarda-branca (Sinapis alba), 458 Mostarda-da-índia, 58-59 Mostarda-preta, 58-59 Mostarda selvagem (Sinapis arvensis), 516-517 Mougeotia, 460-461 Movimento anterógrado, pelo corpo de Golgi, 21-22 Movimento controlado, pelos plasmodesmos, 5, 8 Movimento da água aquaporinas e, 95-97 continuum solo-planta-atmosfera, 116-117 no solo, 99-102 pelas folhas, 110-117 pelo xilema, 103-111 Movimento dirigido de organelas, 33-36 Movimento dos cloroplastos na resposta à luz, 28-29 para reduzir o excesso de energia luminosa, 253-254, 254255 proteínas do tipo cinesina no, 34-35 regulação por fototropinas via montagem de filamentos de actina F, 469-471 Movimento estomático abertura estomática dependente da luz, 270-276 atividade osmótica da sacarose nas células-guarda e, 275-276 echamento induzido pelo ABA, 419-420, 472-473, 735736, 7594-757 echamento induzido pelo estresse hídrico, 472-473, 735736, 7594-757 hipótese de amido-açúcar, 273, 275 poder de resolução da análise fotofisiológica, 280-281 pressão de turgor e, 114-117, 269-270 regulação por luz azul e fototropinas, 470-473 Movimento foliar acompanhamento do sol, 249, 447 nictinastia, 447, 699-700 para reduzir o excesso de energia luminosa, 254-255 tigmonástico, 698-699 Movimento foliar tigmonástico, 698-700 Mp10, 718-719 Mp42, 718-719 MTHF, 463, 464 Mucilagem, 650-651, 651 Muco, 21-23, 288-289 Mucopolissacarídeos, 21-23 Mudanças de fases, 592-595 Muller, H. J., 72-74 Miunch, Ernst, 293, 295-296 Murcha definição, 92-94 para reduzir o excesso de energia luminosa, 254-255 redução da transpiração e, 112113 Muriato de potássio, 130-131 Musgos, 4, 3-5 Mutação colorless non-ripening (Cnr), 660-661 Mutação never-ripe, 658-659 Mutação ripening inhibitor (rin), 660-662 Mutações, transpósons e, 52-53 Mutante bodenlos (bdl), 492-493 Mutante cpd, deficiente em brassinosteroides, 419-420, 420-421 Mutante det?, deficiente em brassinosteroides, 419-420, 420-421 Mutante duplo cry1/cyr2, 605-606 Mutante elf3, 605-606 Mutante hos15, 744-745 Mutante lateral suppressor, 573574 Mutante mtabi3-1, 654-655 841 Índice Mutante npg1, 276-277, 279-281 Mutante phot1/phot2, 276, 279-281 mutante

quádruplo ap7, ap2, ap3/ 1, ag 616-619 utante scarecrow (scr), 532-533 utante shrunken2, 648-649 utante transparent testa (tt), utante tríplice stk/shp7/shp2, 620 utante yucl/yuc2/yuc4/yuc6, 571 utantes análise de mutantes da função gênica, 72-74 definição, 72-73 Mutantes deficientes em ABA, 517-518, 518 Mutantes duplos pin7/pin6, 571 Mutantes florais homeóticos, 616-617 Mutantes gid1, 523-524 Mutantes hy, 459-460, 605-606 Mutantes max, 574, 576 Mutantes phantastica (phan), 555556, 558-559, 5959-560 Mutantes pin1, 570-571 Mutantes quartet (grt), 627 Mutantes viviparous, 517-518, 518 Mutualismos, 693 Myrtaceae, 137-139 Myzus persicae, 718-719 N N-acetil-D-glicosamina, 363-364 N-acetilglicosamina, 19-20 N-aciltransferase, 363-364 a'/K'-ATPase, 153-154, 701-702 AD(P)H-desidrogenase externa insensível à rotenona, 331, 338 AD(P)H-desidrogenase interna insensível à rotenona, 331, 338 AD(P)H-desidrogenases, 326332, 331 AD(P)H-desidrogenases insensíveis à rotenona, 331, 331-332, 336-338 ADH-GOGAT, 357-359 ADP-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase, 204-205, 207, 209-211 ADP-malato desidrogenase, 222, 225, 228-229, 229-230 ADPH-oxidases, 403-404, 413, 413-415 âgeli, Carl Wilhelm von, 566 ão redução gamética, 58-59 BS-LRR, 718, 718-719 ncRNAs. Ver RNAs não codificadores Necrose, 665 ectários extraflorais, 714 ectários florais, 39-40, 714 Nelimbo nucifera, 516-517, 654-655 Neljubov, Dimitry, 418-419 ematelminto (nematódeo), 724-726 ematódeos, 724-726 Nematódeos de nodosidades da raízes, 724-725, 725-726 ematódeos encistados, 724-725, 725-726

842 Índice Nematódeos parasíticos de plantas, 724-726 Neocromo, 460-461 Nepenthes alata, 157-158 Nephrolepsis exaltata, 114-115 Nerium oleander (espirradeira), 702, 702-703 Nervura mediana, 569 Nervuras foliares desenvolvimento dos padrões de venação, 566-573 função das, 566 organização hierárquica, 566 resistência hidráulica foliar e, 111-112 tipos de padrões de venação, 565 transição do dreno para a fonte nas folhas e, 307-309 Nervuras primárias, 569 Neurospora, 594-595 Newton (N), 84-85 Nexina, 628-629 Nicho de células-tronco, 586-588 Nicotiana N. attenuata, 708-709, 713-714 N. benthamiana, 718-719 N. plumbaginifolia, 518-520 N. sylvestris, 608-609 N. tabacum (ver Tabaco) transição do dreno para a fonte nas folhas, 307-308, 308-309 Nicotinamida adenina dinucleotideo (NAD*/NADH) ciclo do ácido cítrico, 318-319, 328-329 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-214, 213, 215 efeito na atividade da piruvato desidrogenase, 338 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 estrutura e função, 318-319 formação líquida na respiração aeróbica, 333-334, 334, 336 fosforilação oxidativa, 319, 321 glicólise, 320, 321-322 glutamato desidrogenase e, 358-359, 359-360 glutamato sintase e, 357-359 na assimilação de ferro pelas raízes, 370-371, 371-373 na assimilação de nitrato, 356, 357, 374 na respiração vegetal, 318 NAD(P)H-desidrogenases insensíveis à rotenona e, 336338 B-oxidação de ácidos graxos, 349-350, 350-351 produção de malato, 320, 322323 reações da fermentação, 320, 322-323 transporte mitocondrial de elétrons, 328-332 Nicotinamida adenina dinucleotideo fosfato (NADP*/NADPH) ciclo de Calvin-Benson, 207, 208 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 estrutura e reação de redução, 318-319, 321 ligação entre fotorrespiração e sistema fotossintético de transporte de elétrons, 216217 na assimilação de nitrato, 356, 357 na fixação do carbono, 178-179 na respiração vegetal, 318 NAD(P)H-desidrogenases insensíveis à rotenone e, 336338 reações luminosas na fotossíntese, 172-173, 177-179, 186-187 rota oxidativa das pentoses fosfato, 318, 323-324, 325, 326327 Nictinastia, 447, 699-700 Nie], €. B. van, 176-177 Ninfeias, 545-546 Níquel níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 128-129 Nitella, 83-34, 148-149, 393-395 Nitrato absorção pelas ectomicorrizas, 139-140 assimilação, 136-137, 353,

356358, 373-374 concentração nos tecidos da raiz da ervilha, 147-148, 148149 deposição de nitrogênio atmosférico, 120-121 efeito da disponibilidade no crescimento da raiz, 137-138 na fixação de nitrogênio, 354356 na solução de Hoagland modificada, 123-124 na solução do solo, 132-133 no ciclo biogeoquímico do nitrogênio, 354-356 quebra da dormência da semente e, 520 toxicidade, 356 itrato de amônio, 130-131 Nitrato de sódio, 130-131 Nitrato redutase, 356-357, 357358, 3/3-374 Nitrificação, 354 itrilas, 704 Nitrito, 353, 356, 357, 357-358, 373-374 Nitrito redutase, 373-374 itrogênio absorção pelas ectomicorrizas, 139-140 assimilação de nitrato, 353, 356-358, 373-374 ciclo biogeoquímico, 354-356 circulação na fotorrespiração, 215217 deposição de nitrogênio atmosférico, 120-121 efeito da disponibilidade no crescimento da raiz, 137-138 efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 imobilização, 354 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 na solução de Hoagland modificada, 123-124 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 nos fertilizantes, 130-131 papel bioquímico e função fisiológica, 121-123, 125-127 proteínas de reserva da casca, 587-588 Nitroglicerina, 353 Nodulação atores Nod e receptores de fatores Nod, 695, 697, 696 processos de, 364-366 sinais na, 363-365 Nódulos ixação de nitrogênio e, 362364 ormação, 364-365-366 sinais na nodulação, 363-365 Nódulos das raízes eijoeiro, 360-361 ixação de nitrogênio e, 362363 ormação, 364-366 sinais para a simbiose, 363-365 ogueira-macadâmia, 138-139 oite subjetiva, 596-597 ós, 3-5, 6, 572-573 Nostoc, 361-362 PA (ácido N-1-naftilftalâmico), 539 PPB, 466 ucelo, 514-515, 630, 631 ucleases, 666-667 úcleo, 10-11 associação com o retículo endoplasmático, 18-19 criptocromos nucleares inibem a degradação de proteínas induzida por COP1, 465-466, 466 estrutura e função, 11, 13-15, 17 movimento de fitocromos do citosol para o, 454-455, 457 Ver também Genoma nuclear úcleo da célula do tubo, 625-627 ucleoides, 61-62 ucléolos, 10-11, 14-15, 37, 39, 52-53 ucleoporina, 13-14 úcleos polares, 482, 625-627, 631, 631-632 ucleossomos, 13-14, 14-15, 51-52 úmero de Avogadro, 246 utrição mineral definição, 119-120 fertilizantes e, 119-121 (ver também Fertilizantes), nutrientes essenciais, 120-125 relações de solos, raízes e micróbios com, 131-140 Nutrientes iônicos deficiências, 127-129 descrição dos, 121-122, 122-123 Nutrientes minerais absorção pelas raízes, 134-140 ver também Absorção de nurientes)

plicação foliar, 131-132 assificação de acordo com a unção bioquímica, 121-123 efeito da disponibilidade de nutrientes no crescimento da raiz, 137-138 efeito das propriedades do solo na disponibilidade, 130-131, 131-134 elementos essenciais, 120-123 imitados por metais pesados, 736-737 lixiviação, 129-131 mobilidade dentro da planta, 124-125 movimento entre fungos micorrízicos e células das raízes, 139-140 na biosfera, 119-120 nos fertilizantes, 119-121 (ver também Fertilizantes) soluções de nutrientes, 122-125 transporte nas raízes, 163-166 Ver também Assimilação de nutrientes Nymphaceae, 545-546 Nymphaeales, 63-64 Nyssa sylvatica, 686-687 (6) O-acetilserina (tiol)liase, 368-369, 369-370 O-acetilserina, 368-369, 369-370 Oenothera, 631-632 Oficial-de-sala (Asclepias curassavica), 702-703 Áleo da semente do algodão, 43-344 eo de amendoim, 343-344 eos armazenagem de energia, 343344 triacilgliceróis, 343-344, 346 eosinas, 23-24, 343-344 eossomos, 343-344, 346 Ver também Corpos lipídicos igogalacturonoides, 710, 712 o bs O Ow O igossacarídeos de lipoquitina, 63-364, 695, 697 igossacarídeos O-ligados, 9-20 (0) (0) (0) Oligômeros de quitina, 697-698 (0) 3 (0) Ha Onagraceae, 631 Oncopeltus fasciatus (percevejo do oficial-de-sala), 702-703 0,0EDDHA, 124 Oomycetes, 697-698 Oosfera, 482 na fecundação dupla, 639-640 na megasporogênese, 631, 631632

na polinização 633 nos ciclos de vida das plantas, 2-3,4 produção de, 625-627 Opinas, 75-76 Opuntia, 554, 698-699 O. ficus-indica, 94-95, 262 O. stricta, 230-231 Organelas categorias de, 9-10 de divisão independente, semiautônomas, 24-29 de divisão ou fusão independente, derivadas do sistema de endomembranas, 22-25 estrutura e função das membranas, 9-11, 13 movimento e ancoragem dirigidos, 33-36 sistema de endomembranas, 11,13-23 Organismos geneticamente modificados (OGMs), 76-78 Organismos-modelo, 1-2 Organização Mundial da Saúde, 77-78 Organogênese, 480-481 Órgãos florais, filomas e, 553 Orientação foliar, em resposta ao estresse abiótico, 756-757, 757-758 Orizalina, 395-396 Orobanche, 420-421, 516-517 Orobanques, 420-421, 516-517 Ortovanadato, 271-272 Oryza sativa. Ver Arroz Oscilador endógeno, 595 Ver também Relógio circadiano Osmolaridade, 90 Osmorregulação, nas células-guarda, 273, 275-275 Osmose definição, 86-89 descrição da, 86-89 movimento da água para dentro ou para fora das células, 90-94 Ovário, 630 Oxalacetato biossintese de aminoácidos, 359-360, 360-361 ciclo do ácido cítrico, 328, 328329 metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-229, 229-230 metabolismo da PEP e do piruvato, 330-331 na assimilação de amônio, 358359, 359-360 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 349-350, 350351 na fotossíntese C,, 222 produção de malato, 320, 322323 B-oxidação, de ácidos graxos, 2324, 349-350, 350-351 Oxidação do carbono ciclo do ácido cítrico, 318-319, 328-329 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 349-350, 350351 na respiração, 319, 321 reações da fermentação, 320, 322-323 rota oxidativa das pentoses fosfato, 318-319, 325, 326-327 Oxidase alternativa, 331, 331-332, 336-337, 339-340 Oxidases, 393 Óxido nítrico fixação fotoquímica de nitrato, 355-356 na resposta hipersensível, 720 quebra da dormência da semente e, 520 símbolo e fonte, 742-743 Óxido nítrico sintase, 720 Oxigenases, 371-373 Oxigênio assimilação, 371-373 circulação na fotorrespiração, 215-216 efeitos na respiração, 341-343 especificidade da rubisco para, 215-217 estresse aneróbico às raízes em solos inundados, 736-737 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 produção na fotossíntese (ver Produção de oxigênio na fotossíntese) quociente respiratório, 340-343 razão ADP:O, 332-333 respostas metabólicas aos baixos níveis de oxigênio, 322323 singleto,

195-197 transporte mitocondrial de elétrons e, 330-331, 331 Ver também Espécies reativas de oxigênio Oxigênio singleto, 195-197, 733734, 742-743 Oxilipinas, 708-709 2-oxoglutarato ciclo do ácido cítrico, 328, 328329 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-213, 214, 213, 215-216 na assimilação de amônio, 357358, 358-359, 359-360 na biossíntese de aminoácidos, 359-360, 360-361 na ligação de rotas respiratórias e metabólicas, 340-341 no metabolismo da PEP e do piruvato, 330-331 2-oxoglutarato-desidrogenase, 328 Ozônio, 736-737, 742-743, 751-752 Pp p-trifluorometoxicarbonilcianeto fenilidrazona (FCCP), 333-334 P680, 178-179, 180, 186-189 P700 no PSI, 180, 186-188, 192-193 transferência de elétrons e de prótons pelo complexo citocromo b,f, 191-193 P870, 187-188 Padrões de venação desenvolvimento dos, 566-573 organização hierárquica, 566 tipos de, 565 Ver também Nervuras foliares Padrões moleculares associados a herbívoros (HAMPs), 706-707 Padrões moleculares associados a microrganismos (MAMPs), 717-719, 718 Padrões moleculares associados ao dano (DAMPs), 710, 712, 717, 718 Padronização radial, da epiderme, 492-494, 494-495 Paleopoliploides, 59-60 Palmae (Arecaceae), 583-585 Panicum virgatum (“switch grass”), 579 Papaver somniferum (papoula), 702-703 papel dos voláteis induzidos pelos herbívoros na, 713-714 Paphiopedilum, 276 Papoula (Papaver somniferum), 702-703 Paquíteno, 55, 56 Para-heliotropismo, 249, 757-758 Paraquat, 193-194 Parasitas, interações bióticas e, 693 Parasponia, 361-363 P. andersonii, 695, 697 Paredes celulares associação com o retículo endoplasmático, 18-19 auxina e, 411-412, 528-529 componentes de, 382-385 crescimento celular e, 396-401 crescimento induzido por acidez, 396-400, 411-412, 528529 de células-guarda, 113-115 de grãos de pólen, 628-629 degradação durante o amadurecimento do fruto, 658-659 deslizamento, 398-399 estrutura e função, 379, 381382 hemiceluloses, 389-393 mecanismos de expansão celular, 393-396 microfibrilas de celulose, 384388 modelos de, 399-401 modificações após cessar o crescimento, 400-401 mudanças no pH como mensageiros secundários, 411-413 843 Índice na celularização de endosperma cenocítico, 644-646 na resposta hipersensível, 720 no desenvolvimento da casca da semente, 650-651, 651 papel do citoesqueleto na regulação do crescimento das paredes, 393-396 pectinas, 388-390 plasmodesmos e, 7, 5, 8 pressão de turgor e, 92-95 propriedades de amolecimento, 396-397

síntese de polímeros da matriz, 387-388 teoria de coesão-tensão de ascensão da seiva e, 107-109 tipos principais, 381-382 Ver também Paredes celulares primárias; Paredes celulares secundárias visão geral, 3-5, 7,8, 379-381 viscoelasticidade e propriedades reológicas, 396-397 Paredes celulares primárias, 10-11 componentes das, 381, 382385, 387-388 das células dos tecidos fundamentais, 41-44 definição, 381 efeitos da orientação das microfibrilas na direção do crescimento difuso, 393-395, 395-396 estrutura e função, 391-393 hemiceluloses, 389-390, 391 modelos de arquitetura funcional, 399-401 montagem, 391-393 no xilema, 44, 46 paredes celulares secundárias e, 401-402 pectinas, 388-390 visão geral, 7,5,8 Paredes celulares secundárias componentes, 382-383 de esclereídes e fibras, 43-44 definição, 382 estrutura e função, 382, 400405 hemiceluloses, 389-393, 391 no desenvolvimento da casca da semente, 650-651, 651 no xilema, 44, 46, 46-47 visão geral, 7,5, 8 Parênquima composição da parede celular primária, 391-393 descrição do, 40-44 no floema, 285-286 paredes celulares, 381, 382 Parênquima do xilema, 164-166, 289-291 Parênquima esponjoso, 6, 40-42, 248 Parênquima paliçádico, 6 Pares de pontoações, 103-105, 105-106 Paris japonica (“japanese canopy plant”), 51

844 Índice Paris japonica, 51 Partes aéreas aerênquima, 748-750 ângulo do valor-alvo gravitrópico das ramificações, 548-549 assimilação de nitrato, 357-358 fototropismo, 535-537 função no corpo vegetal, 3-5, 6 ramificação e arquitetura, 572579 razão entre as biomassas da raiz e da parte aérea, 757-758 Partição de fotossintatos, 309-311 Partículas de reconhecimento de sinais (PRS), 16, 18-20 Partículas do solo adsorção de nutrientes minerais, 131-133 categorização pelo tamanho, 131-132 Pascais (Pa), 85-86, 86-87 Pasteur, Louis, 322-324, 326 Patch clamping, 150-151 Patógenos defesas vegetais contra, 698700, 715-725 (ver também Defesas vegetais) efetores produzidos por, 715717 estratégias para invadir as plantas, 715-717 tipos de, 715-717 visão geral, 697-698 Patógenos bacterianos Patógenos biotróficos, 715-717 Patógenos fúngicos defesas vegetais contra, 698700 (ver também Defesas vegetais) visão geral, 697-698 Patógenos hemibiotróficos, 715717 Patógenos microbianos contra defesas vegetais, 698700 (ver também Defesas vegetais) interações bióticas e, 693 visão geral, 697-698 Patógenos necrotróficos, 715-717 PC. Ver Plastocianina PC:DAG -aciltransferase, 348-349 Pé-de-urso (Acanthus mollis), 305-306 Pecíolo, 554, 559-560 Pectatos, 370-371 Pectina metil esterase, 389-390, 393 Pectinas autoconstrução das paredes celulares e, 393 definição, 382-383 estrutura e função nas paredes celulares, 388-390 na rigidificação da parede, 400401 nas paredes celulares primárias, 391-393, 399-400 nas paredes celulares secundárias, 382 Pelos da raiz, 6 absorção de água, 100-102 absorção de íons, 136-137, 164165 desenvolvimento, 39-40, 544545, 545-547 formação dos nódulos da raiz, 364-366 iniciação dos, 398-399 supressão do desenvolvimento por GL2, 565 Pentose fosfato epimerase, 325 Pentose fosfato isomerase, 325 Pentoses, 382-383 PEP-carboxilase razão entre isotópos de carbono e, 265-266 regulação da glicólise, 323-324, 326 rota do malato, 320, 322-323, 328-329 PEP-carboxiquinase (PEPCK), 222,224-295, 230-231, 349-350, 350-351 PEP. Ver Fosfoenolpiruvato PEPCase-quinase, 224-225 PEPCase. Ver Fosfoenolpiruvato carboxilase Peperomia, 631-632 Pepino (Cucumis sativus), 122-123, 292-293, 567 Peptídeo flg22, 717-719 Peptídeo Pep13, 717 Peptídeo ZmPep3, 710, 712 Peptídeos antimicrobianos, 720 Peptídeos de trânsito, 198-200 Peptídeos sinal, 18-19 Pera (Pyrus communis), 655, 657 Pera espinhosa africana (Opuntia stricta), 230-231

Percevejo de oficial-de-sala (Oncopeltus fasciatus), 702-703 Perda da calor sensível, 256-257 Perda de calor latente, 256-257 Perda de calor radiativo, 255-256 Perenes, 686-687, 733 Perenes monocárpicas, 686-687, 687-688 Perfil metabólico, 323-324, 326 Pericarpo, 514-515, 515-516 Periciclo, 6, 9-10 Periderme, 9-10, 583, 584-585, 585-586 Perilla P. crispa, 599, 608-609 P. fruticosa, 357-358 Período de atraso do alongamento induzido pela auxina, 524, 526-529 nas respostas à luz azul, 273, 275, 463 nas respostas ao fitocromo, 455, 457 Período de indução, 208-209 Período, dos ritmos circadianos, 595 Perisperma, 154-155 Permeabilidade da membrana definição, 144-145 transporte de íons através de membranas e, 144-150 Peroxidases, 393, 403-404 Peróxido de hidrogênio destoxificação, 750-751, 751752 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 estresse abiótico e, 733-734 liberado no ciclo fotossintéticodo oxidativo C, do carbono, 212-218, 214, 213, 215 liberado pela fotorrespiração, 212-213, 214, 213, 215, 218-219 nos peroxissomos, 23-25 oxidase alternativa e, 336-337 regulação da senescência foliar, 679-680 símbolo e fonte do, 7472-743 Ver também Espécies reativas de oxigênio Peroxirredoxinas (Prx), 750-751, 751-752 Peroxissomos, 10-11 associação com o retículo endoplasmático, 18-19 biossíntese do ácido jasmônico, 708-710 ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 213, 214, 215-219 funções de, 23-25 glioxissomos, 349-350 nas células do mesofilo, 40-41, 41-42 Peroxulos, 24-25 Pétalas, iniciação, 612-613, 614 Petalostemum purpureum, 579 Petúnia, 71-72 Petunia hybrida, 608-609 Pfr como a forma fisiologicamente ativa do fitocromo, 453 controle do florescimento e, 602-604, 604-605 estado fotoestacionário, 453 interconversão entre Pr e Pfr, 452-454, 454-455 supressão da fotomorfogênese no escuro e, 3537-538 pH acidificação do apoplasto na resposta ao fototropismo, 535536 como um mensageiro secundário na percepção da gravidade, 532-534, 535 crescimento celular induzido por ácido, 396-400, 411-412, 528-529 impacto do estresse nas plantas, 736-737 mudanças no pH citosólico ou na parede celular como mensageiros secundários, 411-413 na modulação das enzimas do ciclo de Calvin-Benson, 21021 pH citosólico crescimento apical do tubo polínico e, 635-636 mudanças no pH citosólico como mensageiros secundários, 411-413 no fechamento estomático induzido pelo ABA durante o estresse hídrico, 754-755 pH do solo assimilação de íons pelas raízes e, 370-373 efeito na disponibilidade

de nutrientes, microrganismos do solo e crescimento da raiz, 132-134 fertilizantes e, 130-131 Phaeodactylum tricornutum, 224225 Phalaris canariensis (alpiste), 417 Pharbitis, 6072-604 Phaseolus P. lunatus, 707-708, 714, 724725 P. vulgaris (ver Feijoeiro) Phelipanche, 420-421, 516-517 Philadelphus grandiflora, 671-673 Phleum pratense (grama-de-timothy), 26-27, 114 PHLOEM INTERCALATED WITH XYLEM (PXY) TDIF RECEPTOR (TDR), 508-509 Phoenix dactylifera (tamareira), 652, 654-655, 657 Phyllostachys bambusoides, 686687 Physcomitrella patens, 34-35 Phytophthora, 697-698, 717 P. capsici, 718-719 Picea P. abies, 52-53 P. sitchensis, 252-253 Pigmentos acessórios, 175-176 Pigmentos bilinas, 174 Pigmentos fotossintéticos complexo antena, 176-177, 181183, 185-186, 192-194 espectros de absorção, 175-176 estrutura e função, 174, 175-176 Ver também Clorofilas Pilobolus, 594-595 Pilriteiro (Crataegus), 408 PILs (proteínas do tipo PIF), 460-461 Pinaceae, 137-138, 139-140 Pincel-do-deserto (Castilleja chromosa), 599 B-pineno, 701-702 a-pineno, 701-702, 702 Pinheirinho-de-jardim, 686-687 Pinheiro “bristlecone” (Pinus longaeva), 686-687, 687-688 Pinheiro-da-escócia, 686-687 Pinheiro-suiço, 686-687 Pinheiros ductos resiníferos, 702 ectomicorrizas, 137-138, 139140 volume do espaço de ar nas acículas, 111-112

PINOID-quinase, 490-491, 502503, 505 Pinus ectomicorrizas, 139-140 P. cembra, 686-687 P. longaeva, 686-687 P. resinosa, 288-289 P. sylvestris, 304, 686-687 Piperaceae, 561 piRNAs. Ver RNAs associados a PIWI Pirofosfato (PP) geração na síntese citosólica da sacarose, 239 na fotossíntese C,, 222 na glicólise, 320, 321-322 Piruvato ciclo do ácido cítrico, 318-319, 328-329, 330-331 descarboxilação oxidativa do malato e, 328-329, 330-331 efeito na atividade da piruvato desidrogenase, 338 em uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 estrutura, 319, 321 fermentação, 322-323 na biossíntese de aminoácidos, 359-360, 360-361 na fotossíntese C,, 221, 222, 224 na glicólise, 318, 320, 322-323 na respiração vegetal, 327 transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334, 335 Piruvato descarboxilase, 320, 322-323 Piruvato desidrogenase, 328, 340-341 Piruvato fosfato diquinase, 221, 222,224-225 Piruvato quinase, 320, 321-324, 326, 338-339 Pistilos crescimento do tubo polínico pelos, 637-638 na autoincompatibilidade esporofítica, 641-642 na dicogamia, 639-640, 640641 na heterostilia, 639-641 Pisum sativum. Ver Ervilha Placa celular formação da parede celular primária e, 391-393 na celularização do endosperma cenocítico, 644-646 na mitose, 38, 39 Placa de perfuração, 105-106 Placas crivadas, 45, 44, 46, 287, 287-288 Placenta, 630 Planta-chumbo (Amorpha canescens), 579 Planta em forma de jarro, 157-158 Plantas classificação e ciclos de vida, 1-5 definição, 1-2 princípio unificador, 1-2 relações evolutivas, 2-3 visão geral da estrutura vegetal, 3-10 Plantas avasculares, 1-2, 2-3 Plantas bianuais, 686-687 Plantas C, efeitos do dióxido de carbono na fotossíntese, 260-261 efeitos dos níveis de dióxido de carbono na assimilação de nitrato, 373-374 efeitos projetados dos níveis elevados de CO, na fotossíntese e na respiração, 262-263 eficiência fotossintética sensível à temperatura, 257-258, 258-259 ideal térmico fotossintético, 256-258 produtividade quântica máxima da fotossíntese, 251-252 razão entre isótopos de carbono, 263-267 resposta da fotossíntese à luz, 250-251 transporte de trioses fosfato, 224-225, 226 Plantas C, efeitos dos níveis de dióxido de carbono na assimilação de nitrato, 3/3-3/4, 374 efeitos projetados dos níveis elevados de CO, na fotossíntese e na respiração, 263 fixação de nitrogênio nas, 361362 razão entre isótopos de carbono, 263-267 Plantas clonais, longevidade, 686-687 “Plantas da ressurreição”,

652654 Plantas de deserto, razão da transpiração, 116-117 Plantas de dias curtos (SDPs) controle do florescimento pelos fitocromos, 602-604, 604-605 definição, 598-599 efeito de quebras da noite, 599, 601 experimentos de enxertia no estímulo ao florescimento, 608-609 hipótese do relógio do fotoperiodismo, 599-600, 601 medição do comprimento da noite pela planta, 599, 599-600 modelo de coincidência, 601602, 601-604 percepção foliar do sinal fotoperiódico, 599 rotas e fatores múltiplos na transição para o florescimento, 612 Plantas de dias curtos-longos (SLDPs), 599 Plantas de dias longos (LDPs) controle do florescimento por fitocromos, 602-605 definição, 598-599 efeitos das quebras da noite, 599, 601 experimentos de enxertia no estímulo ao florescimento, 608-609 medição do comprimento da noite pela planta, 599, 599-600 modelo de coincidência e expressão do gene CO, 601-604 percepção foliar do sinal fotoperiódico, 599 regulação do florescimento pela luz azul, 604-606 rotas e fatores múltiplos na transição para o florescimento, 612 Plantas de dias longos-curtos (LSDP5), 598-599 Plantas de dias neutros (DNPs) definição, 599 experimentos de enxertia no estímulo ao florescimento, 608-609 Plantas de sol percepção e evitação da sombra, 540-542 ponto de compensação da luz, 251-252 Plantas de sombra impacto da itensidade luminosa nas, 735-736 ponto de compensação da luz, 251-252 Plantas de terras úmidas, 136-137 Plantas floríferas, 1-2-2-3 Ver também Angiospermas Plantas glicofíticas, 733-734 Plantas hemiparasíticas, 726-727 Plantas herbáceas, necessidade de energia para o transporte no floema, 296-298 Plantas holoparasíticas, 726-727 Plantas lenhosas anatomia do caule, 583 dormência da gema axilar, 577579 Plantas monocárpicas definição, 686-687 duração dos meristemas apicais dos caules, 687-688 senescência em, 688-690 Plantas parasíticas, 726-727 Plantas policárpicas, 686-688 Plantas qualitativas de dias curtos, 3598-599 Plantas qualitativas de dias longos, 3598-599 Plantas quantitativas de dias curtos, 598-599 Plantas quantitativas de dias longos, 598-599 Plantas resistentes ao resfriamento, 225, 228-229, 752, 753 Plantas sem sementes, 1-2. Plantas sensíveis ao resfriamento, 752, 753 Plantas sensíveis ao sal, 733-734 Plantas tolerantes ao sal, 133-134 Plantas vasculares, 1-2, 2-3 845 Índice Plântulas epígeas, 524, 526-527 Plântulas hipógeas, 524, 526-527 Plasmalema, 3-5 Plasmídeo indutor de tumor (Ti), 75-76 Plasmodemos primários, 7, 5, 8 Plasmodesmas, 10-11 associação com o retículo

endoplasmático, 18-19 conectando elementos de tubo crivado e células companheiras, 289-291, 291 desmotúbulos, 164-165 estrutura e função, 7,5, 8 função, 381-381 movimento de vírus pelos, 5, 8 na sinalização do floema, 313315 no carregamento do floema, 300, 300-302, 302-306 no floema, 45, 44, 46 nos tricomas secretores, 40-41 asmodesmos ramificados, 7, 5, 8 asmodesmos secundários, 5, 7, 8 asmodesmos simples, 7, 5, 8 asticidade definição, 250-251 plasticidade fenotípica, 756-758 asticidade fenotípica, 756-758 astídios desenvolvimento, 26-29 glicólise parcial nos, 321-322 lipídeos de membrana, 10-11, 13 NADPH nos, 326-327 tipos de, 24-27 Plasto-hidroquinona (plastoquinol), 186-187, 189-193 Plastocianina (PC) cobre e, 128-129 localização no cloroplasto, 181182, 182-183 peptídeos de trânsito, 198-200 transferência de elétrons entre PSIe PSII 192-193 transferência de prótons e elétrons pelo complexo citocromo b,f; 191-193 Plastoglóbulos, 675 Plastoquinona (PQ) herbicidas e, 193-194 localização no cloroplasto, 181182, 182-183 no PSII, 189-190 partição de energia entre PSL e PSlle, 197-198 transferência de elétrons entre PSIe PSII 192-193 Plastosemiquinona, 189-190 Plataformas lipídicas, 11, 13 Plúmulas, 514-515, 515-516 Pneumatóforos, 341-343 Poa pratensis (grama-azul-do-kentucky), 579 Poaceae benzoxazinoides, 704 células antípodas, 631 fitólitos, 699 e) las]

846 Índice hemiceluloses nas paredes celulares primárias, 389-390, 391 Podocarpus, 401-402 Poinsétia (Euphorbia pulcherrima), 599 Poiseuille, Jean Léonard Marie, 106-107 Polaridade estabelecimento da polaridade foliar, 554-560 estabelecimento durante a embriogênese, 479 polaridade apical-basal, 481493 polaridade proximal-distal no desenvolvimento foliar, 557, 559-560 polaridade radial, 481-482, 492-496 Polaridade adaxial-abaxial, no desenvolvimento da folha, 554556, 558-559 Polaridade foliar desenvolvimento abaxial da folha, 558-559 emergência dos primórdios, 554-555 estabelecimento da polaridade adaxial-abaxial, 554-556, 558559 estabelecimento da polaridade proximal-distal, 557, 559-560 atores determinantes do crescimento da lâmina, 558-560 identidade e desenvolvimento adaxial, 555-557 Polaridade proximal-distal, no desenvolvimento foliar, 557, 559-560 Pólen definição, 2-3 desenvolvimento, 56, 334, 336 iberação, 628 nos ciclos de vida das plantas, 2-3,4 Poliadenilação, 64-65, 67 Políades, 627 Polifenóis oxidase, 657-658 Poligalacturonase, 660-661, 685-686 Polinização crescimento apical do tubo polínico, 635-638 definição, 631-632 estágios da, 633-634 íons cálcio e polarização do grão de pólen, 635-636 visão geral, 631-633 Polinização cruzada autoincompatibilidade, 640642, 642-643 definida, 633 dicogamia, 639-640, 640-641 esterilidade masculina citoplasmática, 640-641 heterostilia, 639-641 versus autopolinização, 642643 Polinização cruzada, 633 Ver também Autopolinização Poliploidia aneuploidia e, 59-61 ciclo celular vegetal e, 36-37 endopoliploidia, 56 evolução vegetal e, 60-62 imprevisibilidade de respostas fenotípicas e fisiológicas, 5861 rotas para, 56-59 Polirribossomos, 17-18 Polissacarídeos estrutura, 382 nas paredes celulares, 382-383 pectinas, 388-390 processamento no complexo de Golgi, 19-21 ramificados, 382 Polissacarídeos de matriz caráter amorfo, 388 definição, 382-383 hemiceluloses, 389-393 na regidificação da parede, 400-401 síntese e secreção, 387-388 Polissacarídeos pécticos neutros, 388-389 Polissacarídeos ramificados, 382 Polos do fuso, 35-36 Pólvora, 353 Pomo, 655, 657 Ponte triploide, 57-58, 58-59 Ponto de checagem, 36-37 Ponto de checagem do fuso, 37, 39 Ponto de compensação da luz, 251-252 Ponto de compensação do dióxido de carbono, 260, 261 Pontoações em elementos de vaso e traqueídes, 44, 46, 46-47 em paredes celulares secundárias, 382 haustórios parasíticos e, 727 nas fibras,

43-44 transporte de água pelo xilema, 103-105, 105-106 Pontoações revestidas por clatrina, 21-22 Populus, 138-139 P. grandidentata, 686-687 P. tremula, 673-675, 675, 714 P. tremuloides, 687-688 Porfobilinogênio, 200 Poros poros da área crivada, 287-289 poros da célula crivada em gimnospermas, 300 poros da placa crivada no transporte do floema, 298 Poros nucleares, 13-14 Portões, de proteínas de canais, 150-151 Pós-maturação, 518-520 Potenciais de ação, 429, 431 Potencial de concentração, 144 Potencial de difusão, 146, 148-149 Potencial de difusão de Goldman, 148-149 Potencial de membrana distribuição de íons através de uma membrana e, 146-148 efeito do cianeto no, 148-150 equação de Nernst e, 147-148 medição, 147-148 potencial de difusão e, 146 regulação dos fitocromos, 459461 transporte de prótons e, 148150 Potencial de Nernst, 147-148 Potencial de pressão curva de pressão-volume e pressão de turgor, 92-94, 9495 de água no solo, 100-102 definição, 90 medição do, 90-91 movimento da água via osmose e, 90-94 variação dos valores dentro da planta, 92-94 Potencial de soluto curva de pressão-volume e pressão de turgor, 92-94, 9495 de halófitas, 96-97 definição, 90 medição do, 90-91 movimento da água via osmose e, 90-94 no modelo do fluxo de pressão do transporte no floema, 293, 295-296 variação dos valores dentro da planta, 92-94 Ver também Potencial osmótico Potencial elétrico, 144 Potencial eletroquímico, 144-145 Potencial gravitacional, 90, 100102 Potencial hídrico abertura dos estômatos e, 114115 ajuste osmótico ao solo seco, 748-750 como uma medida do status hídrico, 96-97 condutividade hidráulica de membranas celulares e, 94-96 de água do solo, 100-102 definição, 88-89 faixa de valores dentro da planta, 92-94 fatores que contribuem para, 90 germinação da semente e, 520523 impacto da formação de cristais de gelo no, 736-737 impacto do déficit hídrico no, 734-735 medição do, 90-91 movimento da água via osmose e, 90-94 nas folhas, 111-112 no modelo do fluxo de pressão do transporte no floema, 293, 295-296 pressão de raiz e, 103-105 teoria de coesão-tensão de ascensão da seiva, 107-109 transpiração e, 110-111 Potencial hidrostático, 144 Potencial mátrico, 90-91, 522-523 Potencial osmótico abertura dos estômatos e, 114115 ajuste osmótico ao solo seco, 748-750 da água do solo, 100 definição, 90 no carregamento apoplástico do floema, 300-302 pressão de raiz e, 103-105 Ver também Potencial de soluto Potencial químico, 88-89, 144145, 194 Potrykus, Ingo, 77-78 PP1

REGULATORY SUBUNIT2-LIKE PROTEIN1 (PRSL?), 471472, 472-473 PP1e, 471-472, 472-473 PPA, 436 PQ. Ver Plastoquinona Pr controle do florescimento e, 602-604, 604-605 estado fotoestacionário, 453 interconversão entre Pr e Pfr, 452-454, 454-455 “Prairie dropseed” (Sporobolus heterolepis), 579 PRC2, 646-649 Pré-procâmbio, 569 Pré-prófase, 37, 38, 39 Precipitação produtividade do ecossistema e, 83-84 razão entre isótopos de carbono, 265-266 Pressão potencial hídrico e, 90 unidades de, 85-86, 86-87 Pressão atmosférica, pressão hidrostática e, 90 Pressão de raiz, 103-105 Pressão de turgor acumulação de solutos e, 96-97 aumento celular e, 396-397 definição, 83, 90 efeitos no volume celular e, 9295 impacto do déficit na, 734-735 importância da, 83, 96-98 modelo de fluxo de pressão do transporte no floema, 293, 295-296, 298-299 movimento estomático e, 114117, 269-270 na regulação das relações fonte-dreno, 312-313 Pressão gravitacional, 107-108 Pressão hidrostática, 85-87, 90 Pressão hidrostática negativa com tensão, 90 (ver também Tensão) descrição da, 85-87 na água do solo, 100-102

teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva, 107-109 Pressão hidrostática positiva. Ver Pressão de turgor Priestly, Joseph, 175-176 Primeira lei de Fick, 87-88, 88-89 Primexina, 628-629 Primórdio nodular, 366 Primórdios foliares definição, 554 estabelecimento da polaridade, 554-560 iniciação e desenvolvimento, 507-508, 554-555 no ápice do caule, 6 Primula kewensis, 17-18 Pró-antocianidinas, 516-517, 650-651 Pró-metáfase, 37, 39 Pró-plastídios, 26-29 Pró-sistemina, 710, 712, 711 Pró-vitamina A, 77-78 Procâmbio diferenciação durante a embriogênese, 493-495 origem das nervuras foliares, 566 Processo de senescência foliar, 671-675 Ver também Síndrome da senescência foliar Processo Haber-Bosch, 355-356 Processos de transporte de membrana análises cinéticas, 154-157 canais e difusão, 150-152, 152153 carregadores, 151-152 proteínas de transporte e, 149151. transporte ativo primário, 151154 transporte ativo secundário, 153-155 visão geral, 149-151 Produção de grãos, em função da irrigação, 83-84 Produção de oxigênio na fotossíntese descoberta da, 177 excesso de energia luminosa e, 253-254 oxidação da água pelo PSII, 188-189 produtividade quântica, 177178 reação química geral, 171-172, 176-178 Produtividade dos ecossistemas, em função da precipitação anual, 83-84 Produtividade fotossintética produtividade quântica, 251252 taxa de respiração e, 339-341 Produtividade quântica da fotossíntese definição, 177-178 efeitos da temperatura na, 257258, 258-259 máxima, 251-252 queda no vermelho e, 178-179 Prófase (mitose), 37, 38, 39 Prófase Ie II (meiose), 55, 56 Profilinas, 29, 30, 31 Prolina acumulação sob estresse salino, 158-159 como um soluto compatível, 748-750 oxidação pela prolina desidrogenase, 331-332 rota biossintética, 359-360, 360-361 Prolina desidrogenase, 331-332 Promotor do gene VIVIPAROUS1 (Vpl), 648-649, 650-651 Promotor mínimo, 62-63, 63-64 Promotor proximal, 64-65, 65, 67 Promotores, 62-63, 63-64 Promotores responsivos à auxina DRS5, 486-487, 490-491, 500-501 Propriedades de amolecimento, da parede celular, 396-397 Propriedades reológicas, das paredes celulares, 396-397 Propriedades viscoelásticas, de paredes celulares, 396-397 Prosopis (prosópis), 133-134, 726 Protalo, 3-5 Protea, 132-133 Proteaceae, 132-133, 138-139 Proteases, 675-676 Proteassomo 265, 36-37, 72-73, 523-524, 535-536, 723-724 Ver também Rota de ubiquitina-proteassomo da degradação de proteínas Proteção cruzada, 739-740

PROTEIN PHOSPHATASE 1 (PP1), 471-472, 472-473 PROTEIN PHOSPHATASE 2 (PPA2), 436 Proteína AGAMOUS, 608 Proteína AGO, 68-69, 70-72 Proteína AHP, 432, 433-434 Proteína ARABIDOPSIS HISTIDINE PHOSPHOTRANSFER (AHP), 432, 433-434 Proteína ARGONAUTE (AGO), 68-69, 70-72 Proteína AtABCB14, 160-161 Proteína AUXI1, 486-491, 546-547 Proteína AXR3, 542-543 Proteína AXR4, 490-491 Proteína BDL, 492-493 Proteína carotenoide laranja (OCP), 280 Proteína carregadora de acil (ACP), 344, 346, 347 Proteína CASP1, 403-404 Proteína CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONING1 (CHUP1), 469-471 Proteína CHUP1, 469-471 Proteína CLE40, 508-509 Proteína CO1, 709-710 Proteína COI, 438, 439-440, 681-683 Proteína com estrutura B-hélice, 472-473 Proteína CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENESIS1 (COP7), 461-462, 465-466, 466, 472-473, 474 Proteína CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE (CTR1), 433434, 434, 436, 436 Proteína COP1, 461-462, 465-466, 466, 472-473, 474 Proteína COPIH, 20-21 Proteína CORONATINE-INSENSITIVE (COI), 439-440, 440, 681-683 Proteína CP12, 210-211, 211-212 Proteína Cphi, 454, 454-455 Proteína CR4, 648-649 Proteína CRINKLY (CR4), 648649 Proteína CSI, 396 Proteína CTRI1, 433-434, 434, 436, 436 Proteína Cullin, 409-410 Proteína CYCLOPS, 363-364 Proteína D1, 188-189, 189, 196198, 254-255 Proteína D2, 188-189, 189 Proteína DCLI1, 68-72, 70-71 Proteína DE-ETIOLATED (DET), 461 Proteína DEFICIENS, 608, 618619 Proteína DEMETER (DME), 647-649 Proteína desacopladora (UCP), 331, 335, 336-337 Proteína DET, 461 Proteína DICER-LIKE 1 (DCL1), 68-72, 70-71 Proteína DME, 647-649 Proteína do tipo receptor TMM, 563-564 Proteína do tipo receptor TOO MANY MOUTHS (TMM), 563564 Proteína EIN2, 433-434, 434, 436 Proteína EIN3, 433-434, 434, 436, 436 Proteína Elf18, 717 Proteína ELF3, 466-467 Proteína ETHYLENE-INSENSITIVE2 (EIN2), 433-434, 434, 436 Proteína ETHYLENE-INSENSITIVES (EIN3), 433-434, 434, 436, 436 Proteína ETRI, 433-434, 434, 436, 436, 684-685 Proteína EXPORTINS, 68-69 Proteína FD, 607, 609-610, 611, 612, 615-616 Proteína FERTILIZATION“INDEPENDENT ENDOSPERM (FIE), 647-648 Proteína FHY, 454-455, 456 Proteína FIE, 647-648 Proteína FLOWERING LOCUS D (ED), 609-610, 611, 612, 615-616 Proteína fosfatase 2C (PP20), 755-756 847 Índice Proteína FUS, 461 Proteína FUSCA (FUS), 461 Proteína GAI, 313-314 Proteína GIBBERELLIN

INSENSITIVE DWARF 1 (GID1), 438, 439-440, 441, 443, 523-524, 525 Proteína GID1, 438, 439-440, 441, 443, 523-524, 525 Proteína GNOM (GN), 485-486, 491-493 Proteína HASTY, 68-69 Proteína HYL1, 68-69 Proteína HYPONASTIC LEAVES 1 (HYL1), 68-69 Proteína II de ligação à clorofila de captação de luz (LHCP ID, 675-676 Proteína interativas com ROP contendo motivo CRIB (RICs), 393-395, 395-396, 636 Proteína KLU, 559-560 Proteína KNOLLE, 39 Proteína MEDEA (MEA), 647-648 Proteína MET1, 647-648 Proteína MoFe, 366-368 Proteína MORI, 32-33 Proteína MSII, 647-648 Proteína MUSASHI HOMOLOG 1 (MSI), 647-648 Proteína NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL 3 (NPH3), 535536 Proteína NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL 4 (NPH4), 499500, 502-503, 504, 505-506 Proteína NPHS3, 535-536 Proteína NPPH4, 499-500, 502503, 504, 505-506 Proteína NPRI1, 721-722, 723-724 Proteína NPR8, 721-722, 723-724 Proteína NPR4, 723-724 Proteína OPEN STOMATAL1 (OST1), 755-756 Proteína OsGSRI1, 747 Proteína OST], 755-756 Proteína PIN1 desenvolvimento de traços foliares mediado por auxina, 568-569, 569 formação de nervuras de ordem superior mediada por auxina, 570-573 iniciação do meristema axilar mediada por auxina, 573-574 na emergência dos primórdios foliares, 554-555 no desenvolvimento do saco embrionário, 631-632 PIN1/ABCB19 de liberação da auxina, 532, 2933-5934, 535-536 Ver também Carregadores de efluxo de auxina PINFORMED Proteína PP1, 471-472, 472-473 Proteína PP2C, 755-756 Proteína PsbS, 196-197, 197-198 Proteína PYL, 436, 436-437 Proteína PYR1-LIKE (PYL), 436, 436-437

848 Índice Proteína PYRABACTIN RESISTANCEI (PYR1), 436, 436-437 Proteína quinase ativada por mitógeno (MAPK) na produção sistêmica de inibidores de proteinase, 710, 712, 711 nas respostas de defesa induzidas à herbivoria por insetos, 708-709 regulação de respostas ao estresse abiótico, 742-743 Proteína quinase BLUE LIGHT SIGNALINGI1 (BLUS1), 471-473 Proteína quinase dependente de íon cálcio/calmodulina (CaMK), 363-364 Proteína quinase induzida por ácido salicílico (SIPK), 708-709 Proteína quinase induzida por lesão (WIPK), 708-709 Proteína repressora BIN2, 434, 435, 436-437 Proteína repressora BRASSINOS TEROID-INSENSITIVE? (BIN2), 434, 435, 436-437 Proteína rica em cisteína do locus S (SCR), 641-642 Proteína rica em glicina (GRP), 382-383 Proteína rica em prolina (PRP), 382-383 Proteína Rieske ferro-sulfurosa (FeSy), 191 Proteína SCM, 544-545, 545-546 Proteína SCR, 641-642 Proteína SCRAMBLED (SCM), 544-545, 545-546 Proteína SCREAM (SCRM) bHLH-LZ, 562, 563-564 Proteína Skp1, 409-410, 436-437, 438 Proteína SLF/SFB, 641-642 Proteína SLY1, 439-440 Proteína SPAI, 465-466, 466 Ver também Complexo COP1-SUPRRESSOR OF PHYA Proteína SRK, 641-642 Proteína Srlk, 740-741 Proteína STAY-GREEN (SGR), 675-677 Proteína TMKI, 436 Proteína TRANSPARENT TESTA GLABRAI (TTG1), 544-545, 545-546, 564-565 Proteína TWISTED DWARF 1, 490-491 Proteína verde fluorescente (GFP), 74-75 Proteína VP1, 524, 526-527 Proteína VP14, 518 Proteína VRN2, 608 Proteínas associadas com membranas, 9-10, 12, 11, 13 (ver também Proteínas integrais de membrana; Proteínas de transporte em membranas) chaperonas moleculares e anteparos moleculares, 751-752 como sinais móveis no floema, 312-314 degradação (ver Degradação de proteínas) inserção da cotradução no retículo endoplasmático, 15, 17 inserção pós-tradução, 15, 17 movimento intercelular durante a embriogênese, 485 na seiva do floema, 291-292, 292-293, 295-296 processamento de proteínas secretoras, 18-20 proteoma, 74-75 reciclagem, 71-73 Proteínas (BphPs) do tipo fitocromos bacterianos, 452, 454, 454-455 Proteínas 14-3-3, 162-163, 470472 Proteínas ABC. Ver Família de proteínas cassete de ligação ao ATP Proteínas ABCB (transportadores de auxina), 488-489, 489-491, 574, 576 ABCB1, 532 ABCB19, 532-533, 533-534, 535-536, 571 ABCBA4, 443, 444, 545-546, 747 Proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA), 652-655, 747, 752. Proteínas AIA/AUX, 492-493,

499-500 Proteínas ancoradas, 12, 11, 13 Proteínas ancoradas em ácidos graxos, 12, 11,13 Proteínas ancoradas em prenil lipídeos, 11, 12,13 Proteínas ancoradas por glicosilfosfatidilinositol (GPN), 12, 11,13 Proteínas antena clorofilas a/b, 183, 185-186 Proteínas anticongelamento, 754-755 Proteínas antidigestivas, 710, 712 Proteínas arabinogalactanos (AGP), 382-383 proteínas associadas a microtúbulos (MAPs), 29, 31, 33-34 Proteínas associadas à senescênca, 677-678 Proteínas ATG, 668-671 Proteínas chaperonas, 490-491 Proteínas COP, 461, 461-462 Proteínas da casca, 20-21 Proteínas de ativação de GTPases (GAPs), 636, 637-638 Proteínas de choque térmico (HSPs), 751-752 Proteínas de ligação à actina (ABP5), 29, 31 Proteínas de ligação ao DNA, 466 Proteínas de ligação ao P700, 192-194 Proteínas de membrana. Ver Proteínas integrais de membrana; Proteínas de transporte em membranas Proteínas de movimento, 5, 8 Proteínas de reserva da casca (BSPs), 587-588 Proteínas de resistência ao ácido jasmônico (JAR), 709-710 Proteínas de sustentação, na regulação do metabolismo do amido, 237 Proteínas de transporte, 149-151 Ver também Proteínas de transporte em membranas Proteínas de transporte em membranas aquaporinas, 160-162 de compostos contendo nitrogênio, 157-159 genes de, 157-158 Hº-ATPase do tonoplasto, 162164 H'-ATPases da membrana plasmática, 161-163 Hº -pirofosfatases, 163-164 transportadores de ânions, 160-161 transportadores de cátions, 158-161 transportadores para íons metálicos e metaloides, 160-161 Ver também Carregadores; Canais; Proteínas de transporte visão geral, 155-157 Proteínas DELLA na resposta de evitação da sombra, 541, 542 na sinalização da rota da giberelina, 438, 439-440, 441, 443, 442 na síntese de a-amilase estimulada por GA, 523-524, 525 regulação negativa de GA-MYB no florescimento, 612 repressão da germinação, 518 supressão da fotomorfogênese no escuro e, 3537-538 Proteínas dirigente de domínio, 404-405 Proteínas do complexo de captação de luz I (LHCI), 183, 185-186, 192-193 Proteínas do complexo de captação de luz II (LHCIN), 183, 185186, 197-198, 743-745 Proteínas do grupo Polycomb, 646-648 Proteínas do substrato da quinase do fitocromo (PKS), 461 Proteínas do tipo LURE, 638 Proteínas do tipo PIF (PILs), 460-461 Proteínas do tipo receptor (RLPs), 717, 718 Proteínas F-box mediação da autoincompatibilidade gametofítica, 641-642, 642-643 na rota ubiquitina-proteassomo de degradação de proteínas, 436-437, 438, 439-440 nos sistemas ubiquitina ligase, 409-410 Proteínas HD-ZIP

HI, 502-503, 505, 555-559, 587-588 Proteínas integrais de membrana nos tilacoides, 181-182 processamento das, 19-20 reações de luz da fotossíntese, 186-187 visão geral, 12, 11, 13 Proteínas JAR, 709-710 Proteínas JAZ, 439-440, 440, 565, 709-710 Proteínas KISS ME DEADLY (KMD), 432, 433-434 Proteínas KORRIGAN, 387-388, 402-403 Proteínas LEA, 652-655, 747, 752 Proteínas LHC I, 183, 185-186, 192-193 Proteínas LHC II, 183, 185-186, 197-198, 743-745 Proteínas LHCP II, 675-665 Proteínas motoras, 33-36 Proteínas MYB, 523-524 Proteínas não enzimáticas, nas paredes celulares primárias, 382-385 Proteínas P, 43-44, 45, 46, 288293, 298 Proteínas periféricas, 11, 12,13 Proteínas PIF, 439-440, 460-461, 461, 541, 542, 615-616 Proteínas PKS, 460-461 Proteínas PsaA e PsaB, 192-193 Proteínas quinase de interação com CBL (CIPKs), 411-415 Proteínas quinase dependentes de cálcio, 411-412, 413, 413-415, 708-709, 755-756 Proteínas quinase dependentes de cálcio/calmodulina (CCaMKs), 411-412 Proteínas RAB, 752 Proteínas radiais, 5, 7, 8 Proteínas RCAR, 436, 436-437 Proteínas reguladoras de genes, 64-65 Proteínas relacionadas a bHLH zíper de leucina (bHLH-LZ), 562, 563-564 Proteínas relacionadas à patogênese (PR), 721, 721-722, 723-724 Proteínas RIC, 393-395, 395-396, 636 Proteínas RUP, 474 Proteínas SCF, 709-710 Proteínas secretoras, processamento de, 18-20 Proteínas sensoras, 431, 433-434, 453 Proteínas sensoras de cálcio, 411-412 Proteínas SEORI, 298 Proteoma, 74-75 Proteômica, 74-75 Protetores moleculares, 752. Protoclorofilídeo, 27-28 Protoclorofilídeo a monovinílico, 200

Protoderme células-mãe de meristemoides, 562 formação da epiderme, 492494, 494-495, 561 formação durante a embriogênese, 480-482, 481-482 Protofilamentos, 28-29, 28-30, 31 Protofloema, 542-543 Protoginia, 639-640, 640-641 Protolignina, 404-405 Prótons como mensageiros secundários, 411-413 no citosol e no vacúolo, 148-149 produzidos pela oxidação de água em oxigênio na fotossíntese, 188-189 Protoplastos das células-guarda, 271-273 Protoporfirina IX, 200 Protoxilema, 542-543 Protrandria, 639-640, 640-641 PRS. Ver Partículas de reconhecimento de sinais PRSL1 (PP1 REGULATORY SUBUNIT2-LIKE PROTEIN), 471-472, 472-473 Prunus P. cerasifera, 138-139 P. serotina, 565 Por 747 Pseudogenes, 51 Pseudomonas P. aeruginosa, 697-698 P. fluorescens, 723-725 P. syringae, 718-719 Pseudotsuga menziesii (abeto-de-douglas), 137-138, 583 Psicrômetros, 90 Psilotum nudum, 572-573 Pteridium aquilinum, 686-687 Pteridófitas, 453 Pterinas, 356, 463-464 Pulgão de oficial-de-sala (Aphis nerii), 702-703 Pululanase, 237 Pulvino, 249, 254-255, 699-700 Pyrus communis (pera), 655, 657 Q Qu, 341-343 gPCR. Ver Reação quantitativa em cadeia da polimerase Quanta, 246 Quantum, 172-173 Quebra da noite efeito do período escuro no florescimento fotoperiódico, 599, 601 modelo de coincidência e, 601 reversibilidade vermelho/ vermelho-distante, 602-604 Queda no vermelho, 178-179 Quelação, 753-754 Queladores na absorção de íons metálicos pelas plantas, 124-125, 160161 na assimilação de ferro pelas raízes, 370-373 na tolerância interna de íons de metais pesados, 753-754 Quenching, de clorofilas, 195-197 Quenching não fotoquímico, 196197, 197-198, 252-255 Quenopódio-branco (Chenopodium album), 455, 457 Quercus Q. montana, 686-687 Q. robur, 593 Q. rubra, 686-687 Q. suber, 585-586 Ver também Carvalhos Quiasmas, 55, 56 Quiescence, 513 Quimiocianina, 637-638 Quinase 2 relacionada à sacarose não fermentativa (SnRK2), 413415, 436, 436-437 Quinase citoplasmática do tipo receptor BSK1, 436 Quinase CTRI, 433-434 Quinase D6PK, 489-490 Quinase de serina/treonina do tipo receptor BAKI, 434, 435, 436 Quinase FLS2, 717 Quinase receptora rica em repetições de leucina (LRRK), 506-509 Quinase SnRKI1, 239-240, 241, 740-741 Quinase SnRK2, 413-415, 436, 436-437 Quinases, 409-410 Quinases dependentes de ATP, 675-676 Quinases dependentes de ciclina (CDKS), 35-36, 36-37, 39 Quitinases, 720 Quitino-oligossacarídeo

desacetilase, 363-364 Quitino-oligossacarídeo sintase, 363-364 Quociente da temperatura (Q.,5), 341-343 Quociente respiratório (OR), 340-343 Quorum sensing, 697-698 R ra-siRNAs. Ver RNAs de silenciamento associado a repetições Rabanetes, 357-358 Rabl, Carl, 53-54 Rabs, 18-19 Radiação fotossinteticamente ativa (PAR), 247 Radiação ultravioleta (UV) absorção de radiação suficiente para ativar fotorrespostas, 451-452 defesas vegetais, 447 fotorreceptores, 461-462 impacto nas plantas, 736-738 respostas fotomorfogênicas à, 472-474 Radical hidroxila destoxificação, 751-752 estresse abiótico e, 733-734 ferro livre e, 371-373 na resposta hipersensível, 720 oxidase alternativa e, 336-337 símbolo e fonte do 742-743 Ver também Espécies reativas de oxigênio Radical peridroxila, 742-743 Radícula embrião de angiospermas, 514515, 515-516 emergência durante a germinação, 522-523 Ráfides, 699-700 Rafinose, 292-293, 294, 303-306 Raios, 9, 9-10, 583, 585-586 Raios do floema, 583 Raios do xilema, 583 Raiz primária, 134-135, 580 Raízes absorção de água, 100-105 absorção de íons minerais, 134140 aerênquima, 748-751 anatomia das, 6, 165-166 assimilação de ferro, 370-373 assimilação de nitrato, 357-358 “captação na camada superior do solo”, 580-581 carregamento do xilema, 164166 circumnutação, 533-534 concentrações de íons nos tecidos das raízes da ervilha, 147-148, 148-149 córtex, 43-44 crescimento e diferenciação, 544-549 (ver também Crescimento e diferenciação da raiz) crescimentos primário e secundário, 9 efeito da disponibilidade de nutrientes no crescimento, 137-138 efeito do pH do solo no crescimento, 132-133 emergência da radícula durante a germinação, 522-523 exsudatos alelopáticos, 725-726 funções das, 3-5, 6 glutamato sintase, 357-359 gravitropismo, 530-533 inundação e, 736-737, 759-760 movimento de nutrientes entre fungos micorrízicos e células da raiz, 139-140 secreção de muco, 21-23 simbioses micorrízicas, 137-140 transporte de auxina nas, 532533 transporte de íons nas, 163-166 zona de esgotamento de nutrientes, 136-138 zonas de atividade na região apical, 134-136 Raízes coronais, 580 Raízes-escora, 134-135 Raízes laterais ângulo do valor-alvo gravitrópico, 548-549 849 Índice desenvolvimento, 544-545, 546-549 em sistemas de raízes pivotantes, 134-135 no corpo da planta, 6 origem das, 9-10 Raízes nodais, 134-135 Raízes pivotantes, 6, 134-135 Raízes seminais, 134-135, 580 Ramie, 42-43 Ramificação dicotômica, 572-573 Ramificação e arquitetura da parte aérea ângulo do valor-alvo gravitrópico, 548-549

disponibilidade da sacarose e crescimento da gema axilar, 576-577, 577-578 iniciação do meristema axilar, 573-574 integração de sinais ambientais e hormonais, 576-578 regulação hormonal do crescimento da gema axilar, 573-577 visão geral, 572-574 Ramnogalacturonano, 382 ramnogalacturonano 1,388, 388-390 ramnogalacturonano II, 125127, 388-390 Ramnose, 382-383, 388-389 Ramos. Ver Ramificação e arquitetura da parte aérea; Partes aéreas Ranunculus repens, 381 Raque, 554 Razão ADP:O, 332-333 Razão de Bowen, 256-257 Razão de transpiração, 116-117 Razão entre a biomassa de raiz:parte aérea, 757-758 Razão entre isótopos de carbono, 263-267 Razão R:FR definição, 540 fitocromos e, 453 na germinação da semente regulada pela luz, 518-520 valores decrescentes causam alongamento nas plantas de sol, 540-542 RBOH, 755-756 RBOHD, 743-744, 744-745 RdRPs. Ver RNA-polimerase dependente de RNA RE. Ver Retículo endoplasmático Reação de Hill, 178-179 Reação em cadeia da polimerase por transcrição reversa (RT-PCR), 73-74 Reação quantitativa em cadeia da polimerase (qPCR), 73-74 Reações anapleróticas, 328-329, 330-331 Reações de carboxilação da fotossíntese ciclo C, do carbono, 219-225, 228-229 ciclo de Calvin Benson, 203211,211-212

850 Índice ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 210-221 metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-231 origens evolutivas, 203 visão geral, 172-173, 203-204 Ver também Carbono inorgânico — mecanismos da concentração Reações de fixação do carbono, 172-173 aumento mediante uma possível reengenharia genética da fotorrespiração, 219-221 ciclo de Calvin-Benson, 203211, 211-212 curvas de resposta à luz e, 250253 impacto negativo da fotossíntese nas, 217-219 na fotossíntese C,, 219-225, 228-229 NADP* e, 178-179 período de indução, 208-209 razão entre isótopos de carbono, 265-266 Ver também Reações de carboxilação da fotossíntese Reações de transaminação, 358359, 359-360 Reações do estroma, 172-173, 178-179 Reações dos tilacoides, 171-172, 178-179 Ver também Reações luminosas da fotossíntese Reações escuras. Ver Reações de carboxilação da fotossíntese Reações luminosas da fotossíntese complexo antena, 176-177, 181183, 185-186, 192-194 eficiência da conversão da luz em energia química, 177-178 experimentos-chave na compreensão, 175-179, 180 mecanismos de transporte de elétrons, 185-194 organização do aparelho fotossintético, 180-183, 185 produção de oxigênio, 177-178 produtividade quântica, 177178 reparo e regulação, 194-198 transporte de prótons e síntese de ATP, 193-195 Reações redox deficiências de nutrientes minerais envolvidos nas, 128-130 fotossíntese como, 177-179 homeostase e fotorrespiração na redox celular, 218-219 na degradação do amido, 237 na respiração, 318 nutrientes envolvidos nas, 121122, 122-123 Receptor AHKS3, 681-683 Receptor citoplasmático do tipo receptor CDG1, 436 Receptor citoplasmático do tipo receptor CONSTITUTIVE DIFFERENTIAL GROWTH (CDG1), 436 Receptor CREI, 432 Receptor do tipo quinase de simbiose (SYMRK), 695, 697, 696 Receptor do tipo quinase com repetições ricas em leucina (LRR-RLKs), 563-564 Receptor quinase BRASSINOSTEROID-INSENSITIVEI (BRIT), 434, 435, 436-437 Receptor quinase BRII, 434, 436, 435, 436-437 Receptor quinase do locus S (SRK), 641-642 Receptores localização e tipos de, 408-411 na transdução de sinal, 407 Receptores acoplados à proteína G (GPCRgs), 409-411 Receptores de AUX/AIA, 438, 439-441, 443 Receptores de AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID (AUX/AIA), 438, 439-441, 443 Receptores de fatores Nod, 695, 696, 697-698 Receptores de jasmonato, 438, 439-440 Receptores de PRS, 18-19 Receptores de reconhecimento

de padrões (PRRs), 710, 712, 717, 718 Receptores de tirosinas quinase, 409-410 Receptores do AJ, 681-683 Receptores do tipo glutamato, 411-412, 712-713 Receptores do tipo quinase citoplasmáticas (RLCKs), 436 Receptores LysM, 695, 697-698 Receptores NBS-LRR, 718-719 Receptores quinase, 409-410 Reciclagem de membrana, 21-23 Reciclagem retrógrada de membranas, 20-21, 21-22 rede cis Golgi, 19-22, 20-21 Rede de Hartig, 139-140 “Rede entrelaçada”, de paredes celulares primárias, 399-401 Rede trans do Golgi (TGN), 19-23 Redes micorrízicas, 583 Redes reguladoras transcricionais, 743, 743-744 Redundância metabólica, 321-322 “Reed grass”, 686-687 Região C-terminal do criptocromo (CCT), 465-466, 466 Região do grampo B, 454, 454-455 Regiões organizadoras do nucléolo (RONSs), 14-15, 37, 39, 51-53 Regiões subteloméricas, 51-52 “Regra do espaçamento de uma célula”, 562 Regulação alostérica, da respiração mitocondrial, 338-339 Regulação autônoma, 592 Regulação cruzada, de rotas de transdução de sinal, 441, 443444 Regulação cruzada primária, 443, 444 Regulação cruzada secundária, 443, 444 Regulação cruzada terciária, 443, 444 Regulação da senescência foliar açúcares, 680-681 espécies reativas de oxigênio, 679-681 famílias de genes NAC e WRKY, 677-680 hormônios vegetais, 680-684 visão geral, 677-678, 678-679 Regulação de baixo para cima da glicólise, 323-324, 326 da respiração mitocondrial, 338-339 Regulação de respostas de defesa induzidas, 714-715 Regulação gênica epigenética, 1415,65, 67-68 Regulação negativa, das rotas de sinalização dos hormônios, 436437, 441, 443, 442 Regulação por retroalimentação, nas rotas de transdução de sinal, 439-440 Regulação pós-transcricional da expressão gênica, 61-62 da respiração mitocondrial, 338-339 definição, 61-62 estabilidade do mRNA, 67-68 rota do RNA de interferência, 67-72 tempo de vida das proteínas e, 71-73 Regulação transcricional definição, 61-62 do amadurecimento do fruto, 660-661 modificações epigenéticas, 65, 67-68 processo da expressão gênica, 62-65 terminação transcricional e poliadenilação, 64-65, 67 Reguladores de resposta, 431, 433-434, 453 Reguladores do crescimento. Ver Auxinas sintéticas Reguladores negativos da senescência, 681-684 Reguladores positivos da senescência, 680-683 REGULATORY COMPONENTS OF ABA RECEPTORS (RCARs), 436, 436-437 Regulon de bZIP, 743-744 Regulon DREB, 743-744 Regulon MYC/IMYB, 743-744 Regulon NAC, 743-744 Regulons de resposta ao

estresse, 743, 743-744 Relação corrente-voltagem, 152153 Relâmpago, fixação de nitrogênio e, 354, 355-356 Relaxamento do estresse, 396-397 Relógio circadiano hipótese do relógio do fotoperiodismo, 599-600, 601 modelo da coincidência do fotoperiodismo e florescimento, 599-604 sincronização, 466-467, 596597 Remodelação da cromatina, 607 Renovação (reciclagem) de proteínas, 71-73 taxa de recicagem da rubisco, 208-209 Repetições dispersas, 51-52 Repetições em série, 51-52 Repetições ricas em leucina (LRRs), 717 Replo, 630, 655, 657, 656 Repolho, 138-139, 417-418 Repressores, 64-65, 65, 67 Reprodução assexuada, 642-643 Reprodução das angiospermas apomixia, 642-643 autopolinização versus polinização cruzada, 639-642, 642643 desenvolvimento da casca da semente, 650-651 desenvolvimento das gerações dos gametófitos masculinos e femininos, 625-627 desenvolvimento do endosperma, 642-649, 650-651 desenvolvimento e amadurecimento do fruto, 655, 657-662 fecundação dupla, 4, 638-640 formação do gametófito feminino no rudimento seminal (óvulo), 630-632 formação do gametófito masculino no estame, 625-629 maturação da semente e tolerância à dessecação, 652-655, 657 polinização, 631-638 produtos da meiose, 56 Requeima da batata, 698 Resfriamento efeito no transporte no floema, 296-298 impacto nas plantas, 734-735 lipídeos de membrana e, 348349 quebra da dormência da semente, 518-520, 520 Resfriamento da transpiração, 255-256 Resistência à difusão, 111-112 Resistência a herbicidas, 77-78 Resistência à tensão, da água, 85-87 Resistência ao glifosato, 77-78 Resistência da camada limítrofe, 112-113, 259-260, 260 Resistência do mesofilo, 259-260, 260

Resistência estomática, 258-259, 259-260, 260 Resistência estomática foliar, 112-113 Resistência nos espaços intercelulares, 259-260, 260 Resistência sistêmica adquirida (SAR), 721-724 Resistência sistêmica induzida (ISR), 697-698, 723-725 Resitência hidráulica, de folhas, 111-112 Respiração acoplamento às rotas biossintéticas, 338-340 ciclo do ácido cítrico, 326-329 complexos respiratórios codificados pelo genoma mitocondrial, 334, 336 durante a fotossíntese, 340-341 efeitos projetados dos níveis elevados de CO, na, 262-264 fosforilação oxidativa, 328-340 na glicólise, 320, 319, 321-324, 326 quociente respiratório, 340-343 reação líquida, 318 resistente ao cianeto, 336-337 respiração de manutenção e respiração de crescimento, 340-341 rota oxidativa das pentoses fosato, 323-324, 326-327 substratos, 317-318 visão geral, 317-319, 321 Respiração aeróbica definição, 317 produção de ATP 333-334, 336 Ver também Respiração Respiração da raiz absorção de água, 103 fatores que afetam, 340-343 Respiração de crescimento, 340341 Respiração de manutenção, 340341 Respiração mitocondrial ciclo do ácido cítrico, 326-329, 330-331 desfosforilação oxidativa, 328340 durante a fotossíntese, 340-341 integração às rotas metabólicas celulares, 338-340 regulação da, 338-339 Respiração pós-colheita, 341-343 Respiração resistente ao cianeto, 336-337 Resposta ao estresse oxidativo, 750-752 Resposta autônoma celular, 408409 Resposta autônoma não celular, 408-409 Resposta facultativa, 592 Resposta hipersensível, 720 Resposta obrigatória, 592 Resposta qualitativa, 592 Resposta quantitativa, 592 Respostas à baixa fluência (LFRs), 455, 457-458 Respostas à fluência muito baixa (VLERs), 455, 457-458 Respostas à irradiância alta, 458460, 604-605 Respostas à luz azul abertura estomática dependente da luz, 270-276 acompanhamento do sol pelas folhas, 249 cinética e períodos de atraso, 273, 275, 461-463 florescimento em algumas plantas de dias longos, 604606 fototropismo, 535-537 movimento dos cloroplastos para reduzir o excesso de energia luminosa, 253-254, 254-255 movimento estomático mediado por fototropinas, 470-473 Respostas ao etileno, 433-434, 434, 436 Respostas de defesa induzidas adaptações constitutivas nos insetos, 715 defesas sistêmicas, 710-712. definição, 694 eliciadores derivados de insetos, 706-708 fitoalexinas, 721 genes do tipo receptores de glutamato e sinalização elétrica, 712-713 genes R, 718-719 imunidade desencadeada pelo efetor, 718-719 imunidade

desencadeada por MAMP, 717-718 regulação pelos ritmos circadianos, 714-715 resposta hipersensível, 720 rota da sinalização do cálcio e da MAP-quinase, 707-709 rotas de sinalização ativadas por sugadores de floema, 707708 visão geral, 705-707 Respostas fotorreversíveis, 453 Ressonância de spin eletrônico (ESR), 188-189 Retículo endoplasmático (RE) associação a organelas, 18-19 células capitadas dos nectários florais no, 39-40 descrição do, 15, 17-19 durante a mitose, 37, 39, 38 formação da placa celular, 391393 formação de corpos lipídicos, 23-24 hipótese do amido-estatólito do gravitropismo, 531-532 na síntese de proteínas, 16, 15, 17 nas células do mesofilo, 40-41 sequestro de auxina, 422-423 síntese de glicerolipídeos, 346349 síntese de triacilgliceróis, 344, 346 sítio de construção do fagóforo, 670 transporte de proteínas envolvidas no florescimento, 609610 vacúolos líticos e, 22-23 Retículo endoplasmático cortical, 15, 17-18 Retículo endoplasmático interno, 17-18 Retículo endoplasmático liso (REL) associação com poros das áreas crivadas em gimnospermas, 288-289, 300 descrição do, 17-18 no floema, 44, 45, 46 Retículo endoplasmático liso tubular, 10-11 “Retículo endoplasmático nodal”, 531-532 Retículo endoplasmático rugoso, 17-20 Retículo endoplasmático rugoso cisternal, 10-11 Reticulons, 17-18 Retrotranspósons, 52-53 Rhizobium, 360-361, 361-362 R. leguminosarum bv. viciae, 363-364 R. meliloti, 363-364 Rhizophora, 341-343 R. mangle, 516-518 Rhizopogon R. vesiculosus, 583 R. vinicolor, 583 Rho GTPases (ROPs), 755-756 Rhodophyceae, 203 Rhodopseudomonas palustris, 452 Rhodospirillum, 361-363 R. centenum, 452. Ribonucleoproteínas (RNPs), 313-314 Ribose-5-fosfato, 208, 326-327 Ribose-5-fosfato isomerase, 204205, 208 Ribosídeos, 423, 425 Ribossomos, 10-11 na síntese de proteínas, 14-15, 17 na transcrição, 63-64 regiões organizadoras de nucléolos, 51-53 síntese, 14-15 Ribotídeos, 423, 425 Ribulose-1,5-bifosfato carboxilação e oxigenação pela rubisco, 210-212 ciclo de Calvin-Benson, 203208, 204-205 Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (rubisco) atividades de carboxilação e oxigenação, 210-212 ciclo de Calvin-Benson, 204205, 205-207 851 Índice ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 212-217 decomposição durante a senescência foliar, 675-676 efeitos da temperatura na, 257258 fator de especificidade, 215-217 fixação de oxigênio, 371-373 fotossíntese C,, 222, 225, 228229 metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-231 no estroma (cloroplasto), 25-26 razão entre isótopos de carbono e, 265-266 regulação da,

208-211 taxa de reciclagem, 208-209 Ribulose-5-fosfato ciclo de Calvin-Benson, 208 rota oxidativa das pentoses fosfato, 318-319, 323-324, 325, 326-327 Ribulose-5-fosfato epimerase, 204-205, 208 Ribulose-5-fosfato quinase, 204205, 208 Ricinus communis (mamona), 291292, 321-322, 514-515, 515-516 RISC. Ver Complexo de silenciamento induzido pelo RNA Risitina, 721 Ritmos circadianos atributos característicos dos, 595-597 definidos, 594-595 exemplos, 594-595 mudança de fase, 595, 596-597 sincronização, 596-597 Rizobactérias formação de nódulos nas raízes e, 364-366 na fixação biológica de nitrogênio, 360-361, 361-362 plantas hospedeiras, 362-363 resistência sistêmica induzida e, 723-725 serviços benéficos das, 697-698 sinais para simbiose, 363-365 Rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (PGPR), 697-698 Rizóbios fixadores de nitrogênio, 724-725 Rizomas, 748-750 Rizosfera absorção de íons minerais pelas raízes, 134-140 condições afetando o crescimento da raiz, 133-135 simbioses micorrízicas, 137-140 RNA de fita dupla (dSRNA), 67-72 RNA de transferência (RNA), 15, 16,17 RNA mensageiro (mRNA) análise transcricional, 73-75 na expressão gênica, 16, 15, 17 regulação pós-transcricional, 67-73 regulação transcricional, 62-68 transporte no floema, 313-314

852 Índice RNA-polimerase dependente de RNA (RdRP5), 69-72, 70-71 RNA-polimerase II, 62-65, 67 RNA-polimerase IV, 69-70 RNA-polimerase V, 69-70 RNA ribossômico (FRNA) na expressão gênica, 15, 16, 17 regiões organizadoras de nucléolos, 51-53 RNAase III, 68-69 RNAs associados a PIWI (piRNAS), 69-70 RNAs de interferência curtos (siRNAs), 67-72 RNAs de interferência pequenos (siRNAs), na resposta ao estresse abiótico, 744-745 RNAs de silenciamento associados a repetições (ra-siRNAs), 69-70 RNAs não codificadores (ncRNAs) no genoma nuclear, 51-52 rota de RNA de interferência, 67-72 RNAs não codificadores de proteínas. Ver RNAs não codificadores ROP GTPases, 393-395, 395-396 ROP1 GTPase, 635-636, 637-638 ROPs (Rho GTPases), 755-756 Rosa (Rosa), 593, 698-699 Rosaceae, 641-642 Rota biossintética da histidina, 359-360, 360-361 Rota biossíntética da isoleucina, 359-360, 360-361 Rota biossintética da leucina, 359360, 360-361 Rota biossintética da tirosina, 359-360, 360-361 Rota biossintética da treonina, 359-360, 360-361 Rota biossíntética da valina, 359360, 360-361 Rota citoplasmática da reciclagem de proteínas, 71-73 Rota da MAP-quinase (MAPK) na abscisão foliar, 685-686 na senescência foliar, 679-681 relação por inativação dos componentes da, 439-440 Rota das pentoses fosfato, 318 Ver também Rota oxidativa das pentoses fosfato Rota de Cullin 3 ubiquitina E3 ligase, 721-722, 723-724 Rota de sinalização da giberelina mediação pela maquinaria da ubiquitinação e degradação de proteínas, 438, 439-440, 441, 443 regulação por retroalimentação negativa, 441, 443, 442 Rota de transdução de sinal dependente de PYR/PYL/RCAR, 436, 436-437 Rota de ubiquitina-proteassomo de degradação de proteínas degradação de ciclina, 36-37 degradação de GID1, 523-524 degradação de NPHS3, 535-536 descrição da, 72-73 na autoincompatibilidade gametofítica, 641-642, 642-643 na sinalização da resistência sistêmica adquirida, 721-722, 723-724 rota de sinalização hormonal e, 436-440, 440-441, 443 Rota do ácido chiquímico, 77-78 Rota do RNA de interferência (RNAi), 67-72 Rota dos cloroplastos, da síntese de glicerolipídeos, 346-349 Rota dos octadecanoides, 708-710 Rota ESCRT, 22-23 Rota eucariótica, de síntese de glicerolipídeos, 346-349 Rota oxidativa das pentoses fosfato acoplamento às rotas biossintéticas, 338-340 produção de NADPH e intermediários biossintéticos, 326327 reações na, 323-324, 326-327 regulação da, 326-327 visão geral,

318-319 Rota procariótica, da síntese de glicerolipídeos, 346-349 Rota simbiótica comum, 695, 697, 696 Rota SOS, 733-734 Rota TOR, 670-671 Rota transmembrana, do movimento de água nas raízes, 102103, 103 Rotas da sinalização do ácido abscísico descrição das, 436, 436-437 espécies reativas de oxigênio e, 413-415 na regulação cruzada, 443, 444 Rotas de inativação de EROs, 750-752 Rotas de resposta ao estresse interação de intermediários da sinalização, 740-743 regulons de resposta ao estresse, 743, /43-/744 Rotas de sinalização da auxina descrição das, 436 especificidade de tecidos, 441, 443 mediação pela maquinaria da ubiquitinação e degradação de proteínas, 438, 439-440, 440 receptores de AUX/AIA, 438, 439-440 regulação das, 439-440 Rotas de sinalização dos hormônios especificidade do tecido, 441, 443 mecanismos de desligamento ou atenuação das respostas aos sinais, 439-441, 443, 442 mediação pela maquinaria da ubiquitinação e degradação de proteínas, 436-440, 440-441, 443 mudanças no pH citosólico ou na parede celular como mensageiros secundários, 411-413 regulação cruzada, 441, 443444 regulação negativa, 436-437 rota do ácido abscísico, 436, 436-437 rotas da citocinina e do etileno, 431-434 rotas de auxinas e dos brassinosteroides, 433-436 sinalização autócrina e parácrina, 428-429, 431 visão geral, 431 Rotas de transdução de sinal aspectos temporais e espaciais da sinalização, 408-409 ativadas em resposta ao estresse abiótico, 740-747 definição, 407 especificidade do tecido, 441, 443 esquema geral da transdução de sinal, 408-409 fitocromos e, 459-461, 461-462 lipídeos e, 348-349 mecanismos de desligamento ou atenuação das respostas aos sinais, 439-441, 443, 442 mensageiros secundários, 410415 métodos de transmissão de sinais, 428-431 percepção e amplificação do sinal, 408-415 receptores, 408-411 regulação cruzada, 441, 443444 regulação da senescência foliar, 678-679 regulação negativa, 436-437 reservas de íons cálcio e, 159160 respostas de defesas vegetais (induzidas) à herbivoria, 707710 Ver também Rotas de sinalização dos hormônios Roundup, 77-78 RT-PCR. Ver Reação em cadeia da polimerase por transcrição reversa Rubisco ativase, 208-210 Rubisco. Ver Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase Rudimentos seminais crescimento do tubo polínico em direção aos, 637-638 desenvolvimento do gametófito feminino, 630-632 desenvolvimento dos, 630, 631 genes da classe D e desenvolvimento, 619-620 localização, 630 Rumex, 684 R. crispus, 518-520 Rustificação, 733

S S-adenosilmetionina, 369-370, 423, 426 S-PHASE KINASE-ASSOCIATED PROTEIN (Skp1), 409-410, 436-437, 438 S-RNAses, 641-642, 642-643 S-sulfoglutationa, 368-369 Sacarose acumulação e partição na planta, 230-231 acumulação nas células-guarda, 274, 275 análise cinética da absorção pela planta, 155-157 atividade osmótica nas células-guarda, 275-276 biossíntese e sinalização, 238241 conversão de lipídeos de reserva em sacarose nas sementes em germinação, 348-351 crescimento das gemas axilares e,576-577, 577-578 difusão através de uma membrana plasmática, 144-145 estrutura, 319, 321 gliconeogênese, 321-322 mudanças das fases de desenvolvimento e, 593-595 na glicólise, 318-319, 320, 321324, 326 na regulação das relações fonte-dreno, 312-313 na seiva do floema, 292-293, 294 produção de ATP da respiração aeróbica, 333-334, 336 produzida a partir de trioses fosfato do ciclo de Calvin-Benson, 204-206, 208-209 reação líquida na respiração, 318 translocação de sacarose no floema (ver Translocação no floema) Sacarose-6!-fosfato, 239-240, 241 Sacarose-6!-fosfato fosfatase, 227, 239, 239-241 Sacarose-6!-fosfato sintase, 227, 239-240, 241 Sacarose fosfato sintase, 310-311 Sacarose sintase, 311-312, 319, 320, 321-323 Saccharum officinarum, 265-266 Sachs, Julius von, 122-123, 413415 Saco embrionário desenvolvimento do, 630-632 fecundação dupla, 638-640 na embrigênese, 482 na polinização, 633 Sais-de-cheiro, 356 Salgueiros, 138-139, 304 Salicaceae, 137-138, 138-139 Salinização, 133-134, 159-160 Salix, 138-139 S. babylonica, 304

Sálvia-bastarda (Teucrium scorodonia), 686-687 Samambaia verdadeira, 686-687 Samanea, 596-597 SAR. Ver Resistência sistêmica adquirida Sauromatum guttatum, 336-337 Saussure, Nicolas-Théodore de, 122-123 SCFÍMP 436-437 SCFSE 641-642, 642-643 SCESI 439-440, 441, 443, 523 Schistocerca americana, 706-707, 707-708 Schoenoplectus lacustris (junco-gigante), 748-750 Scirpus maritimus (junco-de-marisma), 748-750 Scrophulariaceae, 641-642 Seca ajuste osmótico das plantas, 748-750 definição, 734-735 efeitos em indivíduos de arroz, 732, 733 impacto quando combinada ao estresse pelo calor, 737-738 regulação hormonal das respostas de plantas ao estresse, 744-747 resposta do parênquima do xilema à, 165-166 Ver também Déficit/ estresse hídrico Secale cereale (centeio), 606-607 Sedo-heptulose-1,7-bifosfatase, 204-205, 208-211 Sedo-heptulose-1,7-bifosfato, 208 Sedo-heptulose-7-fosfato, 208, 325 Segregação vegetativa, 61-63 Segunda lei da termodinâmica, 86-88 Seiva definição, 288-289 nitrato e outros compostos nitrogenados no xilema, 357-358 teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva, 107-111 translocação da fonte para o dreno, 291-292 (ver também Translocação no floema) vacuolar, 22-23 Seiva do xilema, 357-358 Seiva no floema coleta e análise, 291-293 materiais na, 291-293, 295-296 translocação da fonte para o dreno, 291-292 (ver também Translocação no floema) Selaginella, 545-546 Selênio, 122-123 Semeadura de ar, 109-110 Semente de abacate, 652 Semente de canola, 58-59 Semente de feijão escarlate, feijão-trepador (Phaseolus coccineus), 515-516 Semente de feno-grego, 515-516 Semente de manga, 652 Semente ortodoxa, 652-655, 657 Semente recalcitrante, 652 Sementes apomixia, 642-643 conversão de lipídeos armazenados em carboidratos durante a germinação, 348-351 estrutura das, 514-516, 643-644 fotoblastia, 447 maturação e tolerância à dessecação, 6352-655, 657 visão geral do desenvolvimento, 513 (ver também Embriogênese) viviparidade e germinação precoce, 516-518, 518 Sementes endospérmicas, 154155, 155-157 Sementes não endospérmicas, 154-155 Sementes oleaginosas, 348-351 Semialdeído tartrônico redutase, 217-221, 218-219 Semialdeído tartrônico sintase, 217-221, 218-219 Senecio vulgaris (tasneira), 592 Senescência abscisão foliar, 684-686 definição, 665 morte celular programada e autólise, 665-671 regulação da senescência foliar, 677-684 senescência da planta

inteira, 685-690 síndrome da senescência foliar, 671-678 tipos de, 665-666 Senescência da planta inteira ciclos de vida das angiospermas, 686-687, 687-688 comparada ao envelhecimento nos animais, 687-688 definição, 665-666 fatores controladores da senescência monocárpica, 688-690 morte celular programada e, 665-666 regulação do processo de duração dos meristemas apicais do caule, 687-690 senescência da árvore inteira, 688-690 visão geral, 685-686 Senescência dos órgãos, 665-666 Senescência foliar induzida pelo estresse, 673, 675-678, 680-681 Senescência foliar sazonal, 671673, 674, 675 Senescência foliar sequencial, 671-673, 675 Sensitiva (Mimosa pudica), 408, 429, 431, 699-700 Sensor biofísico de estresse, 739-740 Sensor bioquímico de estresse, 739-740 Sensor de estresse físico, 739-740 Sensor de lesão, 743-744 Sensor epigenético de estresse, 739-740 Sensores de estresse de ação precoce, 740-741 Sépalas, 612-613, 614 Septo, 630, 656 Sequenciamento de RNA (RNA-seg), 73-75 sequências atuantes no cis, 63-65, 67, 64-65 Sequências de microssatélites de DNA, 51-52, 583 Sequências promotoras reguladoras distais, 64-65, 65, 67 Sequências reguladoras do promotor, 62-65, 63-65, 67 Sequências simples repetidas (SSRs), 51-52 Sequoia-gigante, 686-687 Sequoia sempervirens (sequoia-vermelha), 107-108, 478, 593, 690 Sequoia-vermelha (Sequoia sempervirens), 107-108, 478, 593, 690 Sequoiadendron giganteum, 686687 Serina gerada no ciclo fotossintético oxidativo €, do carbono, 212214, 213, 215 na síntese de cisteína, 368-369, 369-370 rota biossintética, 359-360, 360-361 Serina-2-oxoglutarato aminotransferase, 212-213, 213, 215-217 Serina acetiltransferase, 368-369, 369-370 Serina hidroximetiltransferase, 212-213, 213, 215-217 Serinas protease, 667-668 Serinas/treoninas quinases do tipo receptor (RLK) como receptores de reconhecimento de padrões, 717, 718 fatores Nod e, 695, 697 funções das, 409-410 mediação das rotas de sinalização de auxinas de brassinosteroides, 433-436 regulação de ROP1 GTPase no crescimento do tubo polínico, 635-636, 637-638 Seringueira (Hevea brasiliensis), 702 Serotonina, 699 Sesbania, 362-363 Sesquiterpenos, 721 Sesquiterpenos tricíclicos, 701702, 702 Sexina, 628-629 Sharkey, Tom, 246 Shimazaki, Ken-Ichiro, 281 Sicômoro (Acer pseudoplatanus), 593 “Side oats gramma” (Bouteloua curtipendula), 579 Sideróforos, 370-371, 371-373, 697-698 Silenciamento gênico, 71-72 Índice 853 Silenciamento transcricional induzido por RNA (RITS), 744-745 Silício nas paredes

celulares, 160-161 nas partículas do solo, 131-132 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 125-127 Síliqua, 656, 661-662 Silphium S. laciniatum, 579 S. perfoliatum, 579 Silte, 131-132 Simbioses associações micorrízicas, 137140 (ver também Associações micorrízicas) definição, 131-132 idade evolutiva e, 695, 697 interações benéficas planta-microganismo, 695, 697-698 na fixação biológica de nitrogênio, 360-362 Simbioses fixadoras de nitrogênio fatores Nod e receptores de fatores Nod, 695, 697, 696 idade evolutiva e, 695, 697 rota de sinalização, 695, 697698 Simbiossomo, 366 Simplasto carregamento do floema, 300306 definição, 5, 8, 102-103, 164-165 descarregamento do floema, 305-307 movimento da água nas raízes, 102-103 movimento de íons e solutos nas raízes, 164-165 Simporte, 154-155 Sinais aspectos temporais e espaciais dos, 408-409 definição, 407 florígeno e sinalização de longa distância no florescimento, 608-610 mecanismos de transmissão, 428-431 os estudos de Darwin da resposta de curvatura do coleóptilo, 407 percepção e amplificação, 408415 transporte de moléculas de sinalização no floema, 311-315 Sinais poli-A, 63-64, 65, 67 Sinal de localização nuclear, 13-14 Sinalização autócrina, 428-429, 429, 431 Sinalização elétrica, 429, 431-431, 712-713 Sinalização intercelular. Ver Comunicação intercelular Sinalização parácrina, 428-429, 431 Sinalização planta-planta alelopatia, 693, 725-726

854 Índice Sinalização sistêmica, voláteis induzidos por herbívoros e, 714 Sinapis, 609-610 S. alba, 458 S. arvensis, 516-517 Sincício, 631, 724-725, 725-726 Sincronização do relógio circadiano, 466-467 dos ritmos circadianos, 596597 Síndrome da senescência foliar fases do desenvolvimento da senescência, 673, 675 idade do desenvolvimento da folha e, 671-673 mudanças no cloroplasto, 675677 padrões de senescência, 671673, 675, 674 rede reguladora, 677-678-684 (ver também Regulação da senescência foliar) reprogramação da expressão gênica e, 676-678 vacúolos líticos e, 22-23 visão geral, 671-673 Sinérgides entrada do tubo polínico na fecundação dupla, 638-640 na megasporogênese, 631, 631632 na polinização, 633 no saco embrionário, 482, 625627 resposta do tubo polínico aos atrativos liberados pelas, 637638 Singamia, 625-627 Sinigrina, 704 Sinorhizobium, 360-361, 361-362 Síntese da sacarose alocação entre o amido e a síntese da sacarose, 310-311 citosólica, 238-241 Síntese de ATP acoplada ao transporte mitocondrial de elétrons, 332-334 ATP-sintase e 149-150 comparada em cloroplastos, mitocôndrias e bactérias purpúreas, 195-196 efeito do cianeto na, 148-150 força motriz de prótons e, 411412 mecanismos que diminuem a produção de ATP na fosforilação oxidativa, 334, 336-338 na fermentação, 322-324, 326 na fosforilação em nível de substrato, 321-322, 328, 328329, 333-334, 334, 336 na fosforilação oxidativa mitocondrial, 318-319, 321, 328331 na fotossíntese, 172-173, 178179, 192-195 na glicólise, 318, 320, 321-322 na respiração vegetal, 318 no ciclo do ácido cítrico, 318319, 328, 328-329 produção de ATP na respiração aeróbica, 333-334, 336 Síntese de fenilalanina, 359-360, 360-361 Síntese de fenóis, 326-327 siRNAs. Ver RNAs de interferência curtos Sistema de cultivo em película de nutrientes, 122-123, 123-124 Sistema de endomembranas mitose durante, 37, 39, 38 núcleo, 11, 13-15, 17 organelas derivadas do RE com divisão ou fusão independentes, 22-25 processamento de glicoproteínas e polissacarídeos no complexo de Golgi, 19-22 processamento de proteínas secretoras no retículo endoplasmático rugoso, 18-20 reciclagem de membranas, 2123 retículo endoplasmático, 15, 1719 vacúolos, 22-23 Sistema de raízes fasciculado, 134-135 Sistema de subirrigação, 122-123, 123-124 Sistema ferredoxina-tiorredoxina, 209-211, 224-225, 326-327 Sistema regulador de dois componentes, 431, 433-434 Sistemas de tecidos, 9-10 Sistemas receptor de F-box/

ubiquitina ligase, 409-410 Sistemina, 710, 712, 711, 717 Sisymbrium officinale (erva-rinchão), 520 ítio de clivagem da poli-A, 6364, 65,67 Sítio de ligação de nucleotídeos-repetições ricas em leucina (NBS-LRR), 718, 718-719 Sítio de montagem do fagóforo, 670 Sítios de saída do RE (ERES), 1819, 20-22 Slack, €. R, 221 Smilax, 165-166 SNARES, 18-19 Soja (Glycine max) análise cinética da absorção da sacarose pelos protoplastos dos cotilédones, 155-157 crescimento do hipocótilo induzido pela auxina, 524, 526528 heliotropismo, 249 hipótese do relógio do fotoperiodismo, 599-600, 601 medição do comprimento da noite pela planta, 599 movimento foliar durante o estresse hídrico, 756-757 rizóbios simbiontes, 362-363 sistema de raízes, 580-581 ureídas na seiva do xilema, 367-368 Q Solanaceae, 641-642, 721 Solanum lycopersicum. Ver Tomateiro Solanum tuberosum. Ver Batata Solidago missouriensis (vara-de-ouro-do-Missouri), 579 SOLITARY-ROOT (SLRJ/AIA14, 547-548 Solos adaptação da planta aos solos de serpentina, 733 capacidade de troca catiônica, 132-133 contaminados por arsênio, 733-734 efeito das propriedades do solo nos nutrientes minerais, 131134 elementos essenciais obtidos dos, 120-121 fluxo de massa e difusão de nutrientes minerais nos, 136-137 impacto da compactação nas plantas, 734-735 lixiviação de nutrientes minerais, 129-131 salinos, 133-134, 734-735, 735736 Solos ácidos, 129-131 Solos agrícolas fertilizantes, 130-131 lixiviação de nutrientes minerais, 129-131 remoção unidirecional de nutrientes,130-131 salinização, 133-134 Solos arenosos condutividade hidráulica, 100102 movimento da água em, 99-100 tamanhos das partículas de areia, 131-132 Solos argilosos condutividade hidráulica, 100102 movimento da água nos, 99100 tamanhos da partículas de argila, 131-132, 132-133 Solos de serpentina, 733 Solos salinos, 133-134, 734-735, 735-736 Solos saturados de água, 322-323 Solução de Hoagland, 123-124 Solução de Hoagland modificada, 123-124 Soluções nutritivas, 122-125 Solutos acumulação em halófitas, 9697 acumulação no ajuste osmótico, 748-750 movimento nas raízes, 164-165 potencial hídrico e, 90 pressão de raiz e, 103-105 Solutos compatíveis, 748-750 Solventes, 84-85 Sombra evitação à sombra, 540-542, 542-543, 577-578 mediação de respostas vegetais pelo fitocromo B, 459-460 Sorbitol, 292-293, 748-750 Sorghastrum nutans (capim-da-índia), 579 Sorgo (Sorghum bicolor), 265-266, 704 Sorting-out (segregação vegetativa), 61-63 Spartina, 225, 228-229 S. pectinata, 579 Spermatophyta, 513 Spirogyra, 177

Spodoptera S. exigua, 706-707 S. littoralis, 712-713 Sporobolus heterolepis (prairie dropseed), 579 Sprengel, Christian Konrad, 639-640 Stadler, L. J., 72-74 Stahl, Ernst, 671-673 Stanleya, 122-123 Status hídrico efeitos da parede celular e propriedades da membrane no, 92-97 efeitos nos processos fisiológicos, 96-97 manutenção da pressão de turgore, 96-98 potencial hídrico como uma medida do, 96-97 Stellaria media, 357-358 Stipa spartea (capim-porco-espinho), 579 STOMAGEN, 563-564 Striga (Estriga), 420-421, 727 Suaeda aralocaspica, 223, 224-225 Súber, 584-585, 585-586 Suberina reforçada 1 (ESB1), 404-405 Subfuncionalização, 59-60 Succinato ciclo do ácido cítrico, 328, 328329 metabolismo de lipídeos na germinação de sementes, 349351 transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334 Succinato desidrogenase, 328, 328-329, 331-333 Succinil-CoA, 328, 328-329 Succinil-CoA sintetase, 328, 328-329 Suco vacuolar, 22-23 Suculentas, 759-760 Sugadores de conteúdo celular, 706-707 Sugadores do floema ativação dos receptores NBS-LRR por efetores, 718-719 descrição dos, 706-707 introdução do fitopatógenos e, 715-717 rotas de sinalização das plantas ativadas pelos, 707-708 Sulfato de sódio, 133-134 Sulfeto, 368-369, 369-370

Sulfeto de hidrogênio, 133-134, 368-369 Sulfito, 368-369, 369-370 Sulfito redutase, 368-369 Sulfolipídeo, 345-347 Sulfoquinovosildiacilglicerol, 345 Sulfotransferase, 368-369, 369370 Sumuki, Yusuke, 417 Super-resfriamento, 753-755 Superfamília de celulose sintase, 385-386 Superfície abaxial, 553, 554 Superfície adaxial, 553, 554 Superfosfato, 130-131 Superóxido destoxificação, 750-751, 751752 gerado por estresse abiótico, 733-734 gerado por herbicidas, 193-194 na resposta hipersensível, 720 oxidase alternativa e, 336-337 proteção do PSI do, 197-198 símbolo e fonte de, 742-743 Superóxido dismutase, 741-742, 750-751, 751-752 Surfactantes, 131-132 Suspensor, 482 Switch grass (Panicum virgatum), 579 T T-DNA. Ver DNA de transferência Tabaco (Nicotiana tabacum) carregamento do floema, 305306 células epidérmicas foliares, 7 células-guarda, 114 Complexo de Golgi, 19-20 experimentos de enxertia sobre o estímulo ao florescimento, 608-609 “Maryland Mammoth”, 597, 598-599, 608, 608-609 metabolismo da PEP em transgênicos, 323-324, 326 resistência adquirida sistêmica, 1721-722 sensibilidade ao esfriamento em transgênicos, 348-349 transição do dreno para a fonte em folhas, 307-308, 308-309 volume de espaço de ar das folhas, 111-112 Tabaco “Maryland Mammoth”, 597, 598-599, 608, 608-609 Tabaco selvagem (Nicotiana attenuate), 708-709, 713-714 Taboa-de-folha-estreita (Typha angustifolia), 748-750 Tamanho do dreno, 311-312 Tamareira (Phoenix dactylifera), 652, 654-655, 657 Taninos, 650-651 Taninos condensados, 650-651 Tapete, 627-629 Taraxacum, 684 Tasneira (Senecio vulgaris), 592 TATA box, 63-64, 64-65 Taxa de transferência de massa, 293, 295-296 Taxas respiratórias, fatores que afetam as, 339-344 Tecido fundamental caules, 6 diferenciação durante a embriogênese, 492-493 localização e função, 9 nas folhas, 6, 39-40 raízes, 6 Tecidos dérmicos, 9, 39-40 Tecidos vasculares desenvolvimento dos padrões de venação foliar, 565-573 diferenciação, 542-545 em folhas, raízes e caules, 6 haustórios parasíticos e, 727 localização e função, 9-10 Ver também Floema; Xilema Tegumento externo, 630, 631, 650-651, 651 Tegumento interno, 630, 631, 650651, 651 Tegumentos, 630, 631, 650-651, 651 Telófase (mitose), 38, 39 Telófase Ie II (meiose), 55, 56 Telomerase, 687-688 Telômeros, 37, 39, 51-52 Temperatura efeito na atividade da rubisco, 216-217 efeito na respiração, 341-343 fluidez da membrana e, 11, 13,

733-735 fotossíntese C, e, 225, 228-229 ideal térmico fotossintético, 256-257 impacto do estresse nas plantas, 734-735, 735-737 (ver também Resfriamento; Congelamento) sensibilidade da fotossíntese à, 256-258 vernalização, 605-608 Ver também Calor Temperatura alta fotossíntese C, e, 225, 228-229 impacto do estresse nas plantas, 7534-755 Ver também Calor Tempo de escape, nas respostas do fitocromo, 455, 457 Tensão definição, 90 teoria de coesão-tensão de ascensão da seiva, 107-109 Tensão superficial, 84-86 Teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva desafios do transporte da água em árvores, 108-111 descrição da, 107-109 minimização vegetal da cavitação no xilema, 110-111 Teoria do balanço dos hormônios, da dormência e da germinação da semente, 517-520 Teosinto (Zea mays ssp. parviglumis), 76-77, 576-577 Terpenoides, 699-702, 702 Terpinoleno, 701-702, 702 Território cromossômico, 53-54 Testa, 514-515, 515-516 Ver também Casca da semente Tetra-hidrofolato, 213, 215 Tétrades, 56, 627 Tetrapirróis, 198-200 Teucrium scorodonia, 686-687 Thalassiosira pseudonana, 224-225 Thermopsis montana, 246 Thermosynechococcus elongatus, 189 Thymus chamaedrys, 686-687 TIBA, 576 Tidestromia oblongifolia (“Arizona honeysweet”), 260 Tidestromia oblongifolia, 256-257, 260 Tigmotropismo, 528-529 Tilacoides decomposição durante a senescência foliar, 675 desenvolvimento, 27-28 estrutura e função, 25-26, 2627,180 fotofosforilação e, 194 lume, 181-182 papel na fotossíntese, 171-173 partição da energia entre PSLe PSI, 197-198 proteínas integrais de membrana, 181-182 separação especial dos fotossistemas le II, 181-183 Tioglicosidase, 704 Tiorredoxina degradação do amido à noite e, 236-237 proteção de dano causado pelas espécies reativas de oxigênio, 210-211, 750-751, 751-752 regulação da respiração mitocondrial, 338-339 regulação de complexos supramoleculares de enzimas do cloroplasto, 210-211, 211-212 regulação do ciclo das pentoses fosfato e, 326-327 Ver também Sistema ferredoxina-tiorredoxina tipos de, 51-52 TNT (trinitrotolueno), 353 a-tocoferol, 750-751 Tolerância à dessecação, aquisição nas sementes, 652-655 Tolerância interna, 753-754 Tomateiro (Solanum lycopersicum) amadurecimento do fruto, 657659 ápice do caule, 501 biomassa da raiz como uma função do amônio e do nitrato extraíveis do solo, 137-138 cromoplasto, 27-28 desenvolvimento do fruto, 655658, 656 855 Índice etileno e epinastia foliar, 418419 germinação da semente, 521 impacto do estresse salino na razão raiz:parte aérea, 757-758 mutante lateral

suppressor, 573574 mutantes sem zona de abscisão, 684-685 produção hidropônica, 122-123 produção sistêmica de inibidores da proteinase, 710, 712-711 tricomas, 698-699 Tomilho-escandinavo, 686-687 Tonoplasto descrição, 22-23 gradiente de prótons através do, 163-164 H'-ATPases, 162-164 H'-pirofosfatases, 163-164 proteínas de transporte em membranas, 156 (ver também Proteínas de transporte em membranas) Torenia fournieri, 637-638 Toro, 103-105, 105-106 Toxicidade dos elementos-traço, 734-735 Ver também Estresse por metais pesados Toxicidade iônica déficit hídrico e, 7234-736 exclusão pelas plantas e mecanismos de tolerância, 753-754 Toxicidade por metais pesados, 133-134 Toxina Bt, 77-78 Toxina HC, 715-717, 717 Toxinas, produzidas por patógenos, 715-717, 717 Traço foliar, iniciação e desenvolvimento, 3566-569 Tradescantia, 39-40 T. virginiana, 114-115 T. zebrina, 113-114 Tradução, 15, 16, 17 Tráfego (transporte pelos plasmodesmos), 314-315 Transaldolase, 325 Transcetolase, 204-205, 208, 325 Transcrição descrição da, 15, 16, 17 mediação por fitocromos, 455, 457 Transcriptoma, 73-75 Transcriptômica, 74-75 Transferência de energia, pela clorofila, 175-176 Transferência de energia por ressonância de fluorescência (FRET), 183, 185 Transformação, 74-77 Transgenes, 77-78 Transgênicos definição, 77-78 metabolismo da PEP no tabaco transgênico, 323-324, 326 sensibilidade ao esfriamento no tabaco transgênico, 348349

856 Índice Transglicosidase, 236, 237 Transglicosilases, 393 Translocação no floema carregamento do floema, 300306 de sacarose, 143 descarregamento do floema e transição do dreno para a fonte, 305-309 do sinal de SAR, 721-722 materiais translocados, 291293, 295-296 modelo de fluxo de pressão, 293, 295-300 moléculas de sinalização, 311315 nas gimnospermas, 298-300 no florígeno, 608-610 padrão da fonte para o dreno, 291-292 rotas celulares, 285-291 taxas de movimento, 293, 295296 visão geral, 285-286 Translocação. Ver Translocação no floema; Transporte/ translocação de prótons Translocador de fosfato/triose fosfato, 226 Translocador de trioses fosfato, 224-225 Translocadores de fosfato, 160-161 Translocon, 15, 16, 17-20 TRANSMEMBRANE KINASE1 (TMK1), 436 Transpiração aumento da pressão de turgor das células-guarda e a abertura dos estômatos, 114-117 continuum solo-planta-atmosfera, 116-117 definição, 83-84 diferença na concentração do vapor de água e, 111-113 estômatos e o acoplamento da transpiração à fotossíntese, 112-114 razão da transpiração, 116-117 resistência à difusão, 112-113 resistência hidráulica foliar e, 111-112 visão geral, 110-112 Transportador de ADP/ATP, 333334, 335 Transportador de citrato, 160-161 Transportador de dicarboxilato, 350-351 Transportador de elétrons Y,, 189 Transportador de H'-sacarose do tipo simporte, 155-157 Transportador de H'-SO,” do tipo simporte, 368-369 Transportador de malato, 160-161 Transportador de maltose, 237 Transportador de Na'-Hº, 155-157 Transportador de Na'-H* do tipo antiporte, 159-160 Transportador de antiporte, 159-160 HX do tipo Transportador de NO,-H” do tipo simporte, 157-158 Transportador de piruvato, 335 Transportador de prótons-cloreto do tipo simporte, 275 Transportador de sacarose-H” do tipo simporte, 302, 305-306, 308309, 311-314 Transportador de SOS1 do tipo antiporte, 159-160 Transportador de SUC2 do tipo simporte, 302, 308-309, 312-314 Transportador de SUT1 do tipo simporte, 302, 307-308 Transportador do tipo antiporte extremamente sensível ao sal (SOS1), 159-160 Transportadores de aminoácidos, 157-159 Transportadores de amônio, 157-158 Transportadores de ânions, 160161 Transportadores de AUXI/LAX do tipo simporte, 486-489, 571573 Transportadores de AUXINT/ LIKE AUXIN1 (AUXI/LAX) do tipo simporte, 486-489, 571-573 Transportadores de auxina H'-pirofosfatases e, 163-164 na resposta ao fototropismo, 535-536 nas

raízes, 532-533 relacionados aos transportadores de aminoácidos, 158-159 Ver também Proteínas ABCB Transportadores de boro, 160-161 Transportadores de Ca”'-H" do tipo antiporte, 159-160 Transportadores de cátion-H” do tipo antiporte, 159-160 Transportadores de fosfato, 138139, 160-161, 333-334, 335 Transportadores de fosfato-H" do tipo simporte, 160-161 Transportadores de Hº do tipo simporte, 155-157 Transportadores de íons metaloides, 160-161 Transportadores de nitrato, 15758 Transportadores de peptídeos, 57-159 Transportadores de potássio, 14950, 159-160 Transportadores de sacarose, 239240, 300-302 Transportadores de silício, 16061 Transportadores do tipo antiporte, 154-155, 156 Transportadores do tipo simporte, 54-155, 156 Transportadores HAK/KT/KUP, 159-160 Transportadores SWEET, 300-302 Transportadores Trk/HKT, 159160 Transporte ativo e passivo, 144-145 de íons através da membrana, 144-150 definição, 143 eletrogênico e eletroneutro, 152-154 potencial químico e, 144-145 processos de transporte na membrana, 149-157 Transporte apoplástico, 5, 8 Transporte ativo definição, 144 identificado pela aplicação da equação de Nernst, 147-149 potencial químico e, 144-145 primário, 151-154 secundário, 153-155 Transporte de adenina nucleotídeo, 333-334, 335 [ransporte de auxina na dominância apical, 574, 576 na planta, 429, 431 nas raízes, 532-533 no floema, 312-313 transporte polar, 486-493 (ver também Transporte polar de auxina) [ransporte de auxina em direção à raiz, 486-487 Transporte de auxina em direção ao caule, 486-487 Transporte de curta distância, 300, 305-307 Transporte de elétrons fosforilação oxidativa, 318319, 328-340 (ver também Transporte mitocondrial de elétrons) mecanismos na fotossíntese, 185-194 (ver também Transporte fotossintético de elétrons) sensibilidade à temperatura alta, 257-258 Transporte de elétrons no esquema Z, 178-179, 180, 185-187, 192-193 Transporte de malato aspartato, 359-360 Transporte de solutos definição, 143 potencial químico e, 144-145 processos de transporte em membranas, 149-157 proteínas de transporte em membranas, 155-164 transporte de íons através das membranas, 144-150 visão geral, 143 Transporte eletrogênico, 148-150, 152-154 [ransporte eletroneutro, 152-154 Transporte fotossintético de elétrons conexão ao ciclo fotossintético oxidativo C, do carbono, 216217 descrição do esquema Z, 185187 efeito de herbicidas no, 193-194 mecanismos do, 185-194 Transporte mitocondrial de elétrons desacopladores,

333-334 fluxo de elétrons mediante complexos transmembrana multiproteicos, 330-332 ramos suplementares, 331-333 síntese de ATP, 332-334 visão geral, 24-25, 328-331 Transporte não fosforilante de elétrons, 331-332 Transporte passivo de sacarose através da membrana plasmática, 144-145 definido, 144 difusão facilitada, 151-152 identificado pela aplicação da equação de Nernst, 147-149 potencial químico e, 144-145 Ver também Difusão Transporte polar de auxina absorção e efluxo de auxina, 486-490 independência da gravidade e, 529-530 iniciação foliar e, 507-508 padronização do meristema apical do caule e, 502-503, 504, 505-506 regulação do, 489-492 requerimento de energia, 529531 transportadores de auxina no, 574, 576 velocidade do, 530-531 visão geral, 486-487 Transporte por longa distância, 300 Transporte primário ativo, 151154 Transporte secundário ativo, 153-155 Transporte simplástico, 5, 8 Transporte/translocação de prótons comparado em cloroplastos, mitocôndrias e bactérias purpúreas, 195-196 potencial de membrana e, 148150 síntese de ATP fotossíntético e, 193-195 Transposase, 52-53 Transpósons (elementos de transposição) na heterocromatina, 51-52 no genoma nuclear, 51 nos estudos de mutagênese da função gênica, 73-74 regulação pela metilação do genoma, 52-54 tipos de, 52-53 Transpósons de DNA, 52-53 Trapoeraba (Commelina communis), 271-272 Traqueídes descrição dos, 44, 46, 46-47 estrutura e função, 103-106

grupos de plantas onde se encontram, 103-105 paredes celulares, 381-382 permeabilidade da membrana da pontoação à água, 106-107 Traqueófitas, 1-2, 2-3 Tratamentos com frio. Ver Vernalização Trato transmissor, 630, 633, 637638, 641-642 Traumatina, 714 Trealose, 238-239 Trealose-6-fosfato, 238-239, 594595, 680-681 Trema, 362-363 Tremoço-branco, 357-358 Tremoços, 132-133, 249, 254-255 Trevo (Trifolium) amida na seiva do xilema, 367368 dormência da semente imposta pela casca, 516-517 feixe vascular, 285-286 rizóbios simbiontes, 362-363 Trevo-barril (Medicago truncatula), 652-655 Trevo-branco (Trifolium repens), 357-358, 599 Triacilgliceróis estrutura e função, 343-344, 346 gliconeogênese, 321-322 hidrólise mediada pela lipase, 349-351 síntese, 344, 346 Trichoplusia ni (lagarta-da-couve), 714, 715 Tricoblastos, 545-547 Tricomas defesas vegetais contra patógenos, 698-699 funções dos, 561 iniciação e desenvolvimento, 563-565 plasticidade fenotípica em resposta ao estresse abiótico, 757-758 secretores, 39-40, 40-41 Tricomas glandulares, 698-699 Tricomas secretores, 39-40, 40-41 “Tricomas urticantes”, 698-699 Trifina, 628-629 Trifólio, 285-286 Trifolium amida na seiva do xilema, 367368 dormência da semente imposta pela casca, 516-517 feixe vascular, 285-286 rizóbios simbiontes, 362-363 T. repens, 357-358, 599 Trifosfato de adenosina (ATP) hidrólise (ver Hidrólise do ATP) mecanismos que diminuem a produção de ATP na fosforilação oxidativa, 334, 336-338 na assimilação de amônio, 357358, 373-374 na assimilação de enxofre, 368370 na assimilação de ferro pelas raízes, 370-371 na assimilação de nitrogênio, 353 na conexão entre a fotorrespiração e o sistema fotossintético de transporte de elétrons, 216-217 na conversão de gorduras em açúcares durante a germinação da semente, 349-350, 350-351 na degradação do amido à noite, 236, 237 na fixação de nitrogênio, 366368 na fotossíntese C,, 222 na glicólise, 320, 321-322 na polimerização dos microfilamentos de actina, 30, 29,31 na respiração, 317 no ciclo de Calvin-Benson, 207, 208 produção de ATP da respiração aeróbica, 333-334, 336 proteínas motoras do citoesqueleto e, 33-35 rota citoplasmática de reciclagem (turnover) de proteínas e, 71-73 síntese (ver Síntese de ATP) transporte transmembrana nas mitocôndrias, 333-334, 335 Trifosfato de guanosina (GTP), na polimerização de microtúbulos, 29,31, 32-33 Trifosfato de uridina (UTP), 320, 3921-322 Triglicerídeos, 23-24

Trigo (Triticum aestivum) análise da razão entre isótopos de carbono, 265-266 aplicação foliar de fertilizantes, 131-132 células epidérmicas, 561 como uma planta de dias longos, 3598-599 estômatos, 114-115 estrutura da semente, 643-644 germinação pré-colheita, 517518, 518 origens do trigo hexaploide, 76-77 produtividade de grãos em função da irrigação, 83-84 semente endospérmica, 514515, 515-516 senescência, 673, 675, 677-680 sistemas de raízes fasciculados, 134-135 Trigo hexaploide, 76-77, 677-680 Ver também Trigo Trigo tetraploide, 677-679 Trinitrotolueno (TNT), 353 Triose fosfato isomerase, 204-205, 208, 224-225, 226, 320 Trioses fosfato alocação entre o amido e a síntese de sacarose, 208, 310-311 geração no ciclo de Calvin-Benson, 203-204, 204-205, 205-208 metabolismo ácido das crassuláceas, 225, 228-230 na formação citosólica de frutose-1,6-bifosfato, 238-239 na glicólise, 318, 320, 321-322 no período de indução da fixação de dióxido de carbono, 208 reações de conversão na fotossíntese C, 226-227 transporte nas plantas C,, 224225, 226 Trióxido de enxofre, 368-369 Triptofano, 359-360, 360-361, 472-473 Trissomias, 60-61 Triticum T. aestivum (ver Trigo) T. turgidum ssp. aestivum, 677680 T. turgidum ssp. discoides, 677678 T. turgidum ssp. durum, 677-679 Troca catiônica, 132-133 Tropismos definição, 528-529 dia-heliotropismo, 249, 757-758 heliotropismo, 249 para-heliotropismo, 249, 757758 tigmotropismo, 5328-529 Ver também Gravitropismo; Fototropismo Trufas, 139-140 TRYPTICON (TRY), 565 Tsuga canadensis (cicuta oriental), 518-520 Tubo polínico, 625-627 a polarização do grão de pólen precede a formação do, 635636 composição da parede celular primária, 391-393 condicionamento pelo estilete e resposta às substâncias atraentes produzidas pelas sinérgides, 637-638 emergência, 634 na autoincompatibilidade gametofítica, 641-642, 6472-643 Tubos crivados componentes dos, 287, 287-288 condutividade específica, 298299 vedação dos elementos danificados, 288-291 Tubulina, 28-29, 32-33, 33-34 o-tubulina, 28-29, 31 B-tubulina, 28-29, 31 y-tubulina, 29, 31 Ver também Microtúbulos Túbulos de transporte, 5, 8, 18-19 Tulipeira (Liriodendron tulipifera), 341-343 Túnica, 502 Tupelo-negro, 686-687 Tween 80, 131-132 857 Índice Typha angustifolia (taboa-de-folha-estreita), 748-750 U Ubiquinol, 331-332 Ubiquinona, 330-331, 331-332 Ubiquitina E3 ligases, 72-73, 436437, 438, 439-440, 523 Ubiquitina ligase (E3), 72-73, 409410, 436-437, 438,

439-440, 523 Ubiquitina/ubiquitinação marcação de ciclinas, 36-37 rota citoplasmática da renovação de proteínas, 72-73 sinalização da ubiquitina ligase, 709-710 supressão mediada por miR399, 581-582 Ver também Rota de ubiquitina-proteassomo de degradação de proteínas UDP-glicose, 239, 239-240, 320, 321-322, 387-388 UDP-glicose pirofosforilase, 227, 239, 239-240, 320, 321-322 Umidade relativa, nas folhas, 111-112 Ureídas, 294, 367-368 Urtica dioica (urtiga), 698-699 Urtiga (Urtica divica), 698-699 Urze (Calluna vulgaris), 627, 686687 Urze-de-inverno (Erica carnea), 686-687 Urze-escocesa, 686-687 Utriculária, 52-53 Utricularia gibba, 52-53 Uvas “Thompson sem sementes”, 417-418 V V-ATPase, 153-154 Vaccinium, 657-658, 714 Vacúolos, 10-11 armazenagem de compostos tóxicos como conjugados de açúcares hidrossolúveis não tóxicos, 702-705 associados à senescência, 675676 canais de cátions vacuolares, 156, 159-160 carregadores de cálcio, 159-160 durante a mitose, 35-36 funções dos, 22-23 H'-pirofosfatases, 163-164 no ajuste osmótico, 748-750 pH do suco vacuolar, 163-164 reservas de cálcio, 159-160 Vacúolos associados à senescência, 675-676 Vacúolos de armazenagem de proteínas, 514-515, 522-523 Vacúolos líticos, 22-23 Valvas, 630, 655, 657, 656 van Niel, €. B., 176-177 Vapor de água, transpiração e, 110-117, 111-113 ver também Transpiração

858 Índice Vara-de-ouro-do-Missouri (Solidago missouriensis), 579 Variação na energia livre padrão na oxidação mitocondrial de NADH, 330-331 para a oxidação completa da sacarose, 322-323 para a síntese de ATP, 322-323 Variegação, 62-63 Vasos descrição dos, 44, 46, 46-47, 105-106, 106-107 paredes celulares, 382 Velocidade, de translocação no floema, 293, 295-297 Venação paralela, 565 Venação reticulada, 565 Verbasco mariposa (Verbascum blattaria), 654-655 Verbascose, 292-293, 294 Verbascum V. blattaria, 654-655 V. phoeniceum, 305-306 Verbascum phoeniceum, 305-306 Verbena-da-areia (Abronia umbellata), 726 Verbena-do-deserto-arenoso (Abronia villosa), 599 Vernalização competência para o florescimento no meristema apical do caule, 605-607 definição, 408-409, 592, 605606 mudanças epigenéticas na expressão gênica, 606-607 rota de vernalização para o florescimento, 612 Verticilos, 612-613, 614 Vesículas entrega para o vacúolo, 22-23 fusão e fissão, 18-19 reciclagem de vesículas de membrana, 20-21, 21-22 secreção de mucopolissacarídeos nas raízes, 21-23 tráfego ao longo das rotas secretoras e endocíticas, 20-23 Vesículas revestidas por clatrina, 20-21 Vesículas revestidas por COP1, 20-21, 21-22 Vesículas revestidas por COPII, 20-22 Vespas parasitoides, 712-713 Vicia faba. Ver Fava Videira (Vitis), 593, 699 Vigna, 367-368 Vigor híbrido, 58-59, 642-643 Vilina, 30, 29, 31 Vimblastina, 41-42. Vincristina, 41-42 Violaxantina, 196-197, 197-198, 252-254, 277, 278-279 Viridiplantae, 203 Vírus movimento pelos plasmodesmos, 5, 8 rota do RNAi como resposta imunológica molecular, 71-72 Vírus da doença vira-cabeça do tomateiro manchado, 5, 8 Vírus do feijão-caupi 5, 8 Vírus do mosaico do tabaco, 5, 8 visão geral, 697-698 Visco (Viscum), 726 Viscum, 726 Vitamina A, 77-78, 750-751 Vitamina B,,, 122-123 Vitamina C, 750-751 Ver também Ácido ascórbico Vitamina E, 750-751 Vitis (videira), 593, 699 Viviparidade, 516-518 Voláteis (compostos orgânicos voláteis), induzidos por herbívoros, 712-714 Voláteis de folhas verdes, 7172-714 Voláteis do sabor, 658-659 Voláteis induzidos por herbívoros, 712-714 Volatilização, no ciclo biogeoquimico do nitrogênio, 354 Volicitina, 706-707, 707-708, 712713 Volume celular efeitos nos processos fisiológicos, 97-98 pressão de turgor e, 92-95 von Mohl, Hugo, 269-270 von Nágeli, Carl Wilhelm, 566 von Sachs, Julius, 413-415 W Welwitschia mirabilis, 671 X Xanthium

strumarium. Ver Cardo Xanthomonas, 717 Xantofilas, 196-197, 197-198 Xantoxina, 427, 426, 428 Xenopus, 157-158 Xilanos, 382, 402-403 Xilema acumulação de solutos e pressão de raiz, 103-105 cavitação e curvas de vulnerabilidade, 109-111 componentes celulares, 44, 46, 46-47 diferenciação, 542-545, 569570 estado fisicamente metaestável da água no, 108-110 função, 9 funções fisiológicas do lenho e, 587-588 haustórios parasíticos e, 727 influência dos microtúbulos corticais na orientação das microfibrilas de celulose, 395396 movimento da água pelas folhas, 110-111 nas folhas, 6, 569-570 nas raízes, 6, 134-136, 164-166 nos caules, 6 paredes celulares, 381-381, 382 primário, 569, 583, 5984-585 resistência hidráulica foliar, 111-112 secundário, 9, 9-10, 583-585, 585-586 tipos de células condutoras no, 103-106 transporte da água pelo, 103111 Xilogênese, 543-545 Xilogênio, 543-545 Xiloglucano endotransglicosilase (XET), 393, 396-397 Xiloglucano endotransglicosilase/hidrolases (XTHs), 393, 685-686 Xiloglucanos estrutura, 382, 391 expansinas e, 399-400 ligação a pectinas, 388-389 nas paredes celulares primárias, 389-390, 393 papel estrutural nas paredes celulares, 399-401 Xilose, 382-383 Xilulose-1,5-bifosfato, 209-210 Xilulose-5-fosfato, 208, 325 Xylorhiza, 122-123 Y Yabuta, Teijiro, 417 Z Z-3-hexenal, 714 Z-3-hexenil, acetato de, 714 Z-3-hexenol, 714 Zea Z. mays (ver Milho) Z. mays ssp. mays, 576-577 Z. mays ssp. parviglumis, 76-77, 576-577 Zeatin, 415-416, 423, 425 Zeaxantina espectro de absorção, 277 estrutura química, 280 mediação da fotorrecepção pela luz azul nas células-guarda, 276-279 na biossíntese do ABA, 427 no ciclo da xantofila, 252-254 no quenching não fotoquímico, 196-197, 197-198 Zebrina, 112-113 Zebrina pendula, 112-113 “Zeitgebers”, 596-597 Zenillia adamsoni, 702-703 Zigóteno, 55, 56 Zigoto formação da polaridade apical-basal, 481-483 formação do, 625-627 nos ciclos de vida das plantas, 2-3,4 Zinco efeito do pH do solo na disponibilidade, 130-131 mobilidade dentro de uma planta, 124-125 níveis nos tecidos requeridos pelas plantas, 120-121 papel bioquímico e função fisiológica, 121-122, 127-128 Zinnia, 395-396 ZmPROPEPS, 710, 712 Zona adequada, 129-130 Zona central (20), 502, 554-555 Zona clara, 635-636, 636 Zona de abscisão, 684-686 Zona de alongamento, 134-136, 497-498, 544-545 Zona de deficiência, 129-130 Zona de diferenciação, nas raízes, 544-545 Zona de esgotamento de nutrientes, 136-138 Zona de maturação, 134-136, 497-498 Zona do hipofilo, 559-560 Zona medular (ZM),

502, 554-555 Zona meristemática, 134-136, 497-498, 544-545 Zona periférica, 502, 554-555 Zona tóxica, 129-130 Zonação, dos ápices caulinares, 502